LEHRBUCH
DER
HISTOLOGIE
UND
HISTOGENESE

VON

JOSEF SCHAFFER

ZWEITE AUFLAGE




22502582960

LEHRBUCH
DER
HISTOLOGIE UND HISTOGENESE

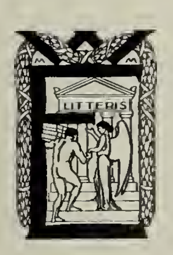
NEBST BEMERKUNGEN ÜBER HISTOTECHNIK
UND DAS MIKROSKOP

VON

DR. UNIV. MED. JOSEF SCHAFFER
O. Ö. PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT IN WIEN

ZWEITE, VERB. AUFLAGE

MIT 600, ZUM TEIL FARBIGEN ABBILDUNGEN
IM TEXT UND AUF 14 MEIST LITHOGRAPH. TAFELN



LEIPZIG 1922
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

Vorwort zur ersten Auflage.

Es mag überflüssig erscheinen, die Zahl der vorhandenen Lehrbücher über Histologie um eines zu vermehren. Doch kommen für die Bedürfnisse des Mediziners nicht allzuviele in Betracht: das mustergültige Lehrbuch meines verehrten, zu früh dahingegangenen Freundes Philipp Stöhr, (das von seinem Nachfolger O. Schultze fortgeführt wird und das vorzügliche Lehrbuch von L. Szymonowicz. Handelt es sich hier um mehr dogmatisch gehaltene Lehrbücher, in denen naturgemäß wenig Raum für wissenschaftlich Strittiges bleibt, in denen auch manche Kapitel, wie z. B. das wichtige von den Bindesubstanzen, dann histogenetische Fragen, überhaupt die allgemeine Gewebelehre zugunsten der sog. »mikroskopischen Anatomie« allzu stiefmütterlich behandelt erscheinen, so gewährt die von mir gewählte Form der Vorlesung die Möglichkeit, über den knappen Rahmen der Tatsachen hinaus die Aufmerksamkeit des Schülers auf noch zu lösende oder strittige Fragen zu lenken.

Andererseits bin ich mir der Schwäche dieser Form, die besonders in manchmal unvermeidlichen Wiederholungen besteht, wohl bewußt.

Auch die Frage, ob und wie weit in einem solchen Lehrbuch die geschichtliche Entwicklung des Gegenstandes berücksichtigt werden soll, ist eine schwierige; ich habe getrachtet, einen vermittelnden Weg einzuhalten. Dem Studenten sollen meiner Meinung nach die Namen der Forscher, an welche sich grundlegende oder neue Entdeckungen, kurz die Entwicklung unserer Wissenschaft knüpft, nicht ganz fremd bleiben.

Diese Vorlesungen sind das Ergebnis einer 26jährigen Assistententätigkeit; daher verfolgen sie naturgemäß im wesentlichen den Weg, den mein verehrter Lehrer und Freund V. v. Ebner bei seinen Vorlesungen eingehalten hat, ohne daß er aber für die hier gegebene Darstellung und etwaige Irrtümer verantwortlich wäre. Ebenso naturgemäß wird man es aber finden, wenn ich ihm in treuer Dankbarkeit dieses Buch widme.

Vielfach geht die Darstellung über das rein Lehrbuchmäßige hinaus und bringt neue Beobachtungen und Auffassungen, welche auch der Aufmerksamkeit der Fachgenossen wert sein dürften. Einer Begründung scheint es mir zu bedürfen, wenn hier von der gewöhnlichen Gepflogenheit der Histologen, mit einem Abschnitt über den Bau der tierischen Zellen zu beginnen, Abstand genommen wird. Es geschieht dies in der Erwägung, daß die Zellenlehre (Zytologie) eine Abstraktion aus der ganzen Gewebelehre ist, konkrete Kenntnisse der mannigfachsten Formen von Zellen in den verschiedensten Geweben voraussetzt.

Ich beginne daher mit einem konkreten Kapitel der Gewebelehre, und dafür erscheint die Lehre vom Blute besonders geeignet, weil es sich da um ein Gewebe — wenn man es so bezeichnen will — handelt, in dem verschiedene Zellformen isoliert in einer Flüssigkeit aufgeschwemmt, somit der Beobachtung

besonders leicht zugänglich sind. Weiter stellen gewisse Formen der Blutzellen geradezu einen Typus der tierischen Zellen dar, an dem eine ganze Reihe von Lebenseigenschaften und Strukturverhältnissen der Zelle im allgemeinen studiert werden können, während andere Formen der Blutzellen infolge einer hochgradigen funktionellen Spezialisierung weit vom Schema abweichen und so eine Vorstellung vom wichtigsten Faktor in der Gewebelehre erwecken, von der formbestimmenden Kraft der physiologischen Funktion, vom kausalen Zusammenhange zwischen Leistung und Gestaltung.

Vergleichend-histologische und physiologische Bemerkungen, welche die Brücke von der rein morphologischen Darstellung zum Verständnis der biologischen Bedeutung des Gegenstandes schlagen müssen, aber auch historische und rein technische Angaben, sind wo möglich durch Kleindruck hervorgehoben worden.

In der Wahl der Abbildungen ging ich von dem Bestreben aus, möglichst naturgetreue, aber trotzdem klare Bilder, ohne Retusche, in erster Linie von menschlichem Material zu liefern. Das war mir nur durch die entgegenkommende Unterstützung meiner Herren Kollegen, besonders der Vertreter der pathologischen Anatomie, Chirurgie und Gynäkologie möglich. Ihnen allen sei hier mein wärmster Dank ausgesprochen. Die bei schwacher Vergrößerung angelegten Abbildungen sind insofern allerdings keine naturgetreue Wiedergabe des Präparates, als sie bei stärkerer Vergrößerung durchgezeichnet sind, so daß Kerne und Zellen größer erscheinen, als es der Gesamtvergrößerung entsprechen würde. Wo ich gute Abbildungen bereits vorfand, habe ich sie ohne Bedenken übernommen. Die vielen Bilder (104), die ich v. Ebners Bearbeitung des 3. Bandes von Köllikers Handbuch der Gewebelehre (6. Auflage 1902) entlehnen konnte und die durch ein der Erklärung beigesetztes v. E. gekennzeichnet erscheinen, sind größtenteils nach von mir angefertigten Präparaten hergestellt worden. Auch eigenen Untersuchungen konnte ich mehrere (34) Abbildungen entnehmen (durch ein S. nach der Erklärung bezeichnet). Eine eigentliche Besprechung der histologischen Technik war nicht beabsichtigt. Sie ist Gegenstand mancher vorzüglicher besonderer Darstellungen, so daß auf diese verwiesen werden kann und muß; doch mußte sie im Texte so weit berücksichtigt werden, als es der Gang einer histologischen Vorlesung erfordert, während die Rezeptformeln der verwendeten Fixierungs- und Färbungsflüssigkeiten, sowie Angaben über den Gang der meisten angewendeten Methoden leicht in den S. 7 angeführten technischen Lehrbüchern von Böhm-Oppel oder Lee-Mayer nachgesehen werden können. Dagegen schien mir eine einleitende, möglichst allgemein gehaltene Besprechung des Mikroskopes für den Mediziner schon durch unseren Lehrplan geboten.

Wenn bei der Darstellung auch in erster Linie der Mensch Berücksichtigung fand, so waren doch zahlreiche Hinweise auf vergleichend-histologische Tatsachen notwendig. Um diese leichter zugänglich zu machen, wurde ein systematisch geordnetes Tierverzeichnis mit angefügten Schlagwörtern beigegeben.

Schließlich gebührt mein Dank auch meinem Assistenten Dr. Viktor Patzelt, der mich durch Anfertigung mancher Präparate und bei der Durchsicht des Textes unterstützt hat und der ausdauernden, gewissenhaften Arbeit des Zeichners K. Löffler.

Josef Schaffer.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Ganz unerwartet für den Verfasser ist in verhältnismäßig kurzer Zeit eine zweite Auflage der »Vorlesungen über Histologie« notwendig geworden. Sie haben, wie es scheint, trotz des von mancher Seite erhobenen Bedenkens einer zu großen Ausführlichkeit auch bei den Studenten Eingang gefunden, weshalb ich sie nunmehr kurz als Lehrbuch bezeichne.

Den mir von vielen Freunden und Fachgenossen persönlich oder in öffentlichen Besprechungen bekannt gewordenen Wünschen nach Verbesserungen und Erweiterungen suchte ich nach Tunlichkeit gerecht zu werden, und ich hoffe, daß dadurch auch manche der bei einem solchen Erstlingswerke fast unvermeidlichen Mängel und Fehler behoben werden konnten.

Von einem eigenen Kapitel »Zelle«, das nach meiner Meinung nur als Zusammenfassung am Ende des allgemeinen Teiles gebracht werden könnte, habe ich auch diesmal um so leichter Abstand nehmen können, als inzwischen das vorzügliche und leicht zugängliche Büchlein von L. Böhmig »Die Zelle« erschienen ist.

Dagegen haben die erste Entwicklung der Zähne, der feinere Bau der Großhirnrinde — nach den grundlegenden Untersuchungen von K. Brodmann und Vogt —, das subkommissurale Organ, die Neuroglia, die Hüllen des Zentralnervensystems, der Haarwechsel (nach neueren, eigenen Beobachtungen), der Bau des Spermienkopfes und das Corpus luteum eine teils erweiterte, teils neue Darstellung gefunden. Neu ist auch ein kurzer Abriß über die Morphogenese des häutigen Labyrinthes in Analogie mit den allerdings mehr histologisches Interesse bietenden Bemerkungen über die Entwicklung des Auges.

In der Nomenklatur habe ich dort, wo es mir aus begrifflichen oder sprachlichen Gründen nötig schien, einige Änderungen nach den von mir anderwärts entwickelten Grundsätzen vorgenommen.

Die unvermeidliche Vergrößerung der Seitenzahl suchte ich durch Kleindruck vieler Abschnitte zu verringern.

Die neuen Abbildungen stammen größtenteils von der bewährten Künstlerhand Karl Löfflers und sind teils nach Präparaten angefertigt, die mein Assistent Dr. J. Lehner hergestellt hat.

Mit besonderem Danke muß ich hier der großen Sorgfalt gedenken, welche der Verlag einer würdigen Ausstattung des Werkes, trotz aller Schwierigkeiten der Zeit, angedeihen ließ.

Josef Schaffer.

Inhaltsangabe.

Vorwort S. V.

Einleitung. Begriff und historische Entwicklung der Gewebelehre. Hand- und Lehrbücher S. 1.

I. Das Mikroskop.

Allgemeiner Bau und Stativ S. 8. — Beleuchtungsvorrichtungen S. 13. — Objektiv und Okular S. 15. — Mikroskopische Maße. Bestimmung der Vergrößerung. Messen und Zeichnen S. 19. — Eigentümlichkeiten des mikrosopischen Sehens S. 21. — Auflösungsvermögen; Wesen und Grenzen des Abbildungsvorganges S. 29. — Ultramikroskopie und Dunkelfeldbeleuchtung S. 35.

II. Die Lehre von den einfachen Geweben.

Das Blut.

1. Die farblosen Blutkörperchen, weißen Blutzellen oder Leukozyten und verwandte Zellformen S. 38. — 2. Die roten oder farbigen Blutkörperchen (Erythrozyten) S. 47. — 3. Die Blutplättchen (Thrombozyten) S. 55. — 4. Die Blutstäubchen (Hämokonien) S. 56. — Entwicklung und Regeneration der körperlichen Elemente des Blutes S. 56. — Die Kern- und Zellteilung S. 62.

Die einfachen Gewebe im engeren Sinne.

1. Das Epithelgewebe S. 70. — Epithel und Drüsen S. 86. — Feinere Bauverhältnisse der Drüsenzellen S. 97. — Entwicklung der Epithelien und Drüsen S. 98.
2. Die Binde- und Stützsubstanzen S. 101. — Das Bindegewebe im engeren Sinne des Wortes S. 110. — Die Entwicklung des Bindegewebes S. 124. — Die Stützsubstanzen. Das Fettgewebe und blasige chordoide Stützgewebe S. 130. — Das blasige chondroide Stützgewebe S. 135. — Das Knorpelgewebe S. 137. — Der chemische Aufbau des Knorpelgewebes S. 146. — Das Knochengewebe S. 152. — Der feinere Bau des Knochengewebes S. 154. — Die Grenzscheiden des Kanalsystems S. 156. — Bau der Grundsubstanz. 1. Lamelläres Knochengewebe S. 157. — 2. Parallelfaseriges S. 164. — 3. Geflechtartiges Knochengewebe S. 164. — Weichteile der Knochen S. 165. — Die Entwicklung des Knochengewebes S. 167. — Direkte Knochenbildung (eigentlich primäre Ossifikation) S. 168. — Die Entwicklung knorpelig vorgebildeter Knochen S. 173. — Die sog. metaplastische Ossifikation S. 180. — Umwandlung des geflechtartigen Knochengewebes in das lamelläre S. 181. — Wachstum und Formgestaltung der Knochen; innere und äußere modellierende Resorption S. 182. — Entwicklung der Synchondrosen und Gelenke S. 183.
3. Das Muskelgewebe. Die glatten Muskelfasern S. 187. — Die quergestreiften oder Skelettmuskelfasern S. 191. — Das Herzmuskelgewebe S. 204. — Entwicklung und Sarkolyse S. 208.
4. Das Nervengewebe S. 214. — Die Nervenfasern S. 215. — Die Nerven- oder Ganglienzellen S. 225. — Die Stützsubstanz des Zentralnervensystems (Neuroglia) S. 240. — Allgemeiner Aufbau der Zentralorgane und Zusammenhang der Elemente S. 242. — Die Nervenendigungen. A. der zentripetal leitenden (rezeptorischen) S. 257, B. der zentrifugal leitenden (effektorischen) Nerven S. 266. — Entwicklung und Neurolyse S. 270.

III. Die spezielle Gewebelehre oder Histologie der Organe.

Das Blutgefäßsystem S. 279. — Entwicklung und Angiolyse S. 291.

Das Lymphgefäßsystem S. 294.

Die Lymphknoten und peripheren Lymphknötchen S. 299.

Die Milz S. 305.

Die Drüsen mit innerer Sekretion. Die Thymus S. 311. — Die Schilddrüse S. 314. — Die Beischilddrüsen S. 316. — Die ultimobranchialen Körper S. 318. — Die Hypophyse S. 319. — Die Epiphyse S. 321. — Der endokrine Anteil des Pankreas S. 322. — Die Nebenniere S. 323. — Das Karotidenknötchen S. 325. — Das Steißknötchen S. 326. — Die endokrinen Anteile der Keimdrüsen S. 327.

Die Haut und ihre Anhangsgebilde S. 329. — Die Haare S. 333. — Die Nägel S. 343.

Der Verdauungstrakt S. 346. — Die Lippen und die Mundhöhle mit den Zähnen S. 347, der Zunge S. 365, den Drüsen S. 370 und dem adenoiden Gewebe. — Der Schlundkopf und die Speiseröhre S. 373. — Der Magen S. 376. — Der Darm S. 380. — Das Pankreas S. 387. — Die Leber S. 389.

Der Atmungs- oder Respirationstrakt. Die Nasenhöhle S. 397. — Der Kehlkopf S. 398. — Die Luftröhre S. 399. — Die Lunge S. 402.

Der Harnapparat. Die Niere S. 405. — Die abführenden Harnwege S. 413.

Der männliche Geschlechtsapparat. Der Hode S. 419. — Samenfäden und Spermiogenese S. 420. — Die abführenden Hodenwege und ihre Anhangsdrüsen S. 426.

Der weibliche Geschlechtsapparat. Der Eierstock S. 435. — Der Eileiter S. 443. — Die Gebärmutter S. 445. — Der schwangere Uterus; Eihäute und Plazenta S. 448. — Die Scheide S. 457. — Die kleinen und großen Schamlippen S. 458. — Die Milchdrüse S. 459.

Die höheren Sinnesorgane: Das Sehorgan S. 462. — Das Gehörorgan S. 496. — Das Riechorgan S. 513.

Vergleichendes Tierverzeichnis S 517.

Sachverzeichnis S. 523.

Einleitung.

Die Histologie, auch Histiologie, zu deutsch Gewebelehre, hat ihren Namen von ὁ ἱστός, der Webebaum oder το ἱστόν, auch ἱστίον, das Gewebe. Er stammt von C. Mayer (Bonn 1819), der sie als jenen Zweig der Anatomie bezeichnete, welcher die Textur, das Gewebe (textura, ἱστός) der Organe, überhaupt die inneren Verhältnisse der tierischen Elemente zu erforschen sucht. Sie ist somit ein Teil der Anatomie und ebenso alt, wie diese, von der sie sich nur durch eine eigene Art der Betrachtungsweise unterscheidet.

Wenn der Anatom mit dem Messer die Teile zergliedert, z. B. den Verlauf eines Nerven aus dem Rückenmarke durch Muskeln bis in die Haut verfolgt, so sondert er Gleichartiges von Ungleichartigem. Das setzt bereits histologische Kenntnisse voraus, d. h. er muß den Unterschied zwischen Nerv, Muskel und Haut kennen.

Während aber für den Anatomen die äußere Form des Organismus und der ihn zusammensetzenden Teile, in unserem Falle der Nerven, Muskeln und Haut, sowie ihre Lagebeziehungen untereinander maßgebend sind, ist es für den Histologen das Material, der Stoff, aus dem diese Teile aufgebaut sind und ihre Textur, d. h. ihr Gewebe im ursprünglichen Sinne des Wortes.

Schon die Griechen haben erkannt, daß die verschieden gestalteten Teile eines Organismus, z. B. lange und kurze Röhrenknochen, platte Knochen oder die verschieden geformten Muskeln, Sehnen usf. bei näherer Untersuchung immer wieder aus demselben Materiale aufgebaut sind; diese gleichartigen Teile hat Aristoteles als ὁμοιομερῆ bezeichnet und sie in weiche und flüssige (Blut-, In- und Exkrete, aber auch Fett, Muskeln), feste und harte (Knochen, Knorpel, Sehnen, Hornbildungen) unterschieden, diese Eigenschaften auch schon mit der Leistung oder funktionellen Beanspruchung dieser Teile (Spannung, Biegung usw.) in Zusammenhang gebracht.

Galenus führt als »similaria« Knochen, Knorpel, Bänder, Membranen, Muskeln usw. auf.

Nicht viel weiter kam man im Prinzipe im Mittelalter.

Doch hat Fallopio (1523—1562), der Schüler Vesals, in seinen Tractatus quinque de partibus similaribus humani corporis die Gewebe bereits etwas bestimmter erfaßt und einige Gesichtspunkte für deren systematische Einteilung aufgestellt, ohne jedoch über die Beschreibung einzelner Gewebe und ihrer Anwendung hinauszukommen.

Auch die Erfindung des zusammengesetzten Mikroskopes am Ende des 16. Jahrhunderts, welche (nach Harting) den holländischen Brillenschleifern Hans und dessen Sohn Zacharias Janssen aus Middelburg, von anderer Seite dem berühmten italienischen Astronomen Galilei zugeschrieben wird, brachte keinen wesentlichen Fortschritt in der Gewebelehre. Allerdings wurden mit diesen noch sehr unvollkommenen Instrumenten eine ganze Reihe wichtiger histologischer Einzelheiten gefunden, die aber zunächst nur den Wert zusammenhangloser Tatsachen besaßen.

So entdeckte Marcellus Malpighi (1628—1694) die Nierenknäuel und Milzknötchen, Borelli (1656) weiße Körperchen im Chylus und Serum, Hooke (1667) die Pflanzenzellen, A. van Leeuwenhoek (1632—1723) die roten Blutkörperchen und Querstreifen der Muskelfasern, sein Schüler Ham die Spermien, usw.

Eine nähere Beziehung der »gleichartigen Teile« zu den Funktionen der Organe hat schon A. von Haller (1708—1777) geahnt und sich hauptsächlich mit der Untersuchung der Körperteile und Gewebe mit Hinsicht auf deren Fähigkeit, auf Berührung durch äußere Körper sich zu verkürzen, beschäftigt.

Noch wichtiger war die Erkenntnis vornehmlich der französischen Pathologen, daß diese gleichartigen Teile auffallende Beziehungen zu pathologischen Vorgängen aufweisen.

So hat z. B. schon der geniale Irrenarzt Ph. Pinel in seiner preisgekrönten Nosographie philosophique (1798) aus den gleichen krankhaften Erscheinungen, welche die Entzündung an der Arachnoidea, Pleura und dem Peritonäum hervorruft, auf die strukturelle Übereinstimmung der serösen Häute geschlossen.

Diese Erkenntnis war es hauptsächlich, welche F. Xav. Bichat (1771—1802) am Ende des 18. Jahrhunderts zu einem genauen Studium der gleichartigen Teile führte. Die Technik dieser Untersuchung war, dem anatomischen Charakter der Histologie entsprechend, auch vorwiegend eine rein anatomische. Außer den Instrumenten des Anatomen hat Bichat nur die Lupe und einfache chemische Methoden oder Mazerationen benutzt — daher konnte er auch nicht zu den eigentlichen morphologischen Elementarteilen vordringen — und so zuerst in seiner Anatomie générale (1801) eine systematische Einteilung der Gewebe in 21 Klassen gegeben und in bewußter Weise den Nachweis zu führen gesucht, daß die Verrichtungen der Organe des tierischen Körpers in letzter Linie von den Eigenschaften der sie zusammensetzenden Gewebe und Elementarteile abhängen.

Mit diesem Werke war eine wissenschaftliche Histologie begründet, der Anstoß zu einer gedeihlichen Entwicklung der Gewebelehre, die heute noch bei den Franzosen vielfach als Anatomie générale bezeichnet wird, gegeben. Sie wurde dann besonders durch die Verbesserung des Mikroskopes, in erster Linie durch die von Vater und Sohn Van Deyl (1807) und Fraunhofer (1811) erzielte Achromasie weiter gefördert.

Den ersten Versuch, die Gewebe in ihre mikroskopisch erkennbaren Grundbestandteile (Elementarteile) zu zerlegen, hat auf botanischem Gebiete 1806 Ch. Treviranus gemacht.

Als solche Elementar- oder gleichartige Teile, aus welchen man immer wieder in gleicher Weise die verschiedenen Organe zusammengesetzt fand, unterschied man Körner, Kugeln, Zellen, d. h. von einer Wand umschlossene Hohlräume gleich den Bienenwaben (cella, die Bienenwabe), Schaumblasen, Fasern, Röhren und Häutchen. Man unterschied faserige und zellige, auch parenchymatöse Gewebe.

Auf zoologischem Gebiete hat C. Mayer, der Schöpfer des Ausdruckes Histologie, die 21 Gewebeklassen von Bichat in 8 zusammengefaßt (Blättergewebe, [vorwiegend epitheliale Bildungen], Zellfasergewebe, Knorpel-, Knochen-, Drüsen-, Muskel- und Nervengewebe).

Als wesentlich für ein erfolgreicheres Studium dieser Elementarteile und Gewebe und damit für die richtige Entwicklung der Histologie müssen weiterhin folgende Momente bezeichnet werden:

1. die fortgesetzte Verbesserung des zusammengesetzten Mikroskopes;
2. die Erkenntnis, daß kernhaltige Zellen die Grundlage aller pflanzlichen und tierischen Bildung und zugleich die Träger der physiologischen Funktionen sind;
3. die Ausbildung der histologischen Untersuchungsmethodik oder Technik und
4. die immer mehr Tierklassen und -arten umfassende vergleichende Richtung in der Histologie, besonders aber in der Histogenese, bzw. Ontogenese.

Noch bevor das Mikroskop die später zu besprechende Höhe der Vervollkommnung erreicht hatte, hat Theodor Schwann, ein Schüler von Johannes Müller, in

seinem berühmten Werke: »Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen« (Berlin 1839) den mächtigsten Anstoß zur wissenschaftlichen Vertiefung und Fortentwicklung der Histologie gegeben.

Die Lehre Schwanns, welche man meist als Zellentheorie bezeichnet, war aber selbstverständlich schon vorbereitet. Besonders auf botanischem Gebiete hatte man schon lange eine Vorstellung vom Aufbau der Organismen aus Zellen.

Abgesehen von den Naturphilosophen (Oken), welche sich die höheren Organismen aus kleinen, belebten Wesen (Atomen, Monaden) zusammengesetzt dachten, hat besonders Raspail (1833) die Elementarteile der Organismen für Bläschen oder Zellen mit einer intussuszeptionell wachsenden Membran und flüssigem, organisationsfähigem Inhalt erklärt, eine Ansicht, der sich auch Dutrochet (1837) auf Grund des Vergleiches vom feineren Bau pflanzlicher und tierischer Gewebe anschloß. Doch hatte Dujardin (1835) schon erkannt, daß der Zellinhalt nicht flüssig, sondern eine organisierte lebende Masse sei, die er Sarkode nannte.

Diese Forscher haben aber ihre Schlüsse mehr intuitiv, mindestens auf den Vergleich nur weniger Gewebe begründet, gezogen, auch den Kern der Zellen, der im Hühnerei bereits von Purkinje (1830), in den Pflanzenzellen von R. Brown (1833) entdeckt worden war, nicht berücksichtigt.

Man kannte aber bereits vor Schwann einzellige Pflanzen und schrieb den Zellen der mehrzelligen die Fähigkeiten zu, sich selbst zu ernähren, zu bilden und Nahrungsstoffe zu assimilieren, Sätze, welche sich wie Anschauungen unserer Tage anhören. Doch hielt man diese Zellen je nach ihrer physiologischen Tätigkeit für untereinander und von den anderen Elementarteilen verschiedene Dinge, deren Zusammenwirken nur durch eine geheimnisvolle vitale Kraft zu erklären war.

Das unsterbliche Verdienst Schwanns ist es, durch eine gründliche vergleichende Untersuchung fast aller tierischen Gewebe deren zellulären Aufbau festgestellt und die Bedeutung dieser kernhaltigen Zellen für das Wachstum der Gewebe erkannt zu haben.

So konnte er an Stelle der vielen, verschiedenen Elementarteile einen einzigen setzen, die Zelle, aus der sich alle jene durch eine schier unerschöpfliche Wandlungsfähigkeit ableiten lassen.

Das Schwannsche Zellenschema stand noch ganz unter dem Einflusse der älteren Zeit; eine Membran sollte als wesentlicher Bestandteil einen Hohlraum umschließen, in dem ein Kern enthalten war. Auch die Vorstellung von der Bildung dieser Zellen aus einem flüssigen Blasteme (Cytoblastem) um den Kern herum, zu der er durch eine auf falscher Voraussetzung beruhende Auffassung des Botanikers Schleiden (1838) gelangt war, erwies sich später als unhaltbar. Trotzdem wohnte der Lehre Schwanns eine solche logische Kraft inne, daß sie bis heute die ideelle Grundlage der Histologie, ja der gesamten Biologie geblieben ist.

Die weiteren Fortschritte und die Ausgestaltung der Schwannschen Zellenlehre gingen Hand in Hand mit der Verbesserung des Mikroskopes und der Untersuchungsmethoden.

Was den ersten Punkt anlangt, der ja eigentlich auch mit der Untersuchungstechnik zusammenhängt, so ist es hauptsächlich dem genialen Forscher- und Erfindergeiste E. Abbes gelungen, die störendsten Fehler des zusammengesetzten Mikroskopes, die sphärische und chromatische Aberration durch die sogenannten apochromatischen Objektive in Verbindung mit den Kompensationsokularen fast ganz zu beheben, wodurch Bilder von früher unerreichter Schärfe und Klarheit erzielt werden können.

Gleichzeitig hat Abbe auf Grund ganz neuer theoretischer und durch das Experiment begründeter Anschauungen über den Abbildungsvorgang auch das Auflösungsvermögen und damit das, was man gewöhnlich die »Vergrößerung« des Mikroskopes nennt, bis an die theoretisch möglichen Grenzen, die durch die Wellenlänge des Lichtes, beziehungsweise den Bau unserer Netzhaut gegeben sind, zu steigern gewußt.

So sind wir also nach dieser Richtung, d. h. betreffs der Sichtbarkeit der Form und der direkten Meßbarkeit kleinster Teilchen an eine unverrückbare Grenze gelangt, welche in den Zehntausendsteln des Millimeters gelegen ist. An eine unmittelbare Sichtbarkeit der Moleküle oder gar Atome ist demnach niemals zu denken.

Trotzdem ist man seither in der Wahrnehmbarkeit von kleinsten körperlichen Teilchen noch weiter gekommen, so daß man das Vorhandensein, allenfalls auch die Bewegung von Teilchen, deren Größenwerte in den Millionsteln des Millimeters liegen, noch feststellen kann.

Heutzutage ist eine histologische Untersuchung ohne Mikroskop kaum mehr denkbar. Man hat daher vielfach versucht, die Histologie schlechtweg als mikroskopische Anatomie zu bezeichnen.

So hat z. B. C. Wedl, welcher die erste selbständige Lehrkanzel für Histologie in Wien innehatte (1854—1884), die Gewebelehre als jenen Teil der Anatomie bezeichnet, der auf das Mikroskop als Hilfsmittel angewiesen ist und mittels dieses die physikalischen, chemischen und vitalen Eigenschaften der Elementarteile kennen zu lernen sucht, um deren Funktion zu ergründen. Das ist aber insofern nicht zutreffend, als es eine Histologie gab, bevor es ein Mikroskop gab und die wissenschaftliche Begründung der Histologie ohne Hilfe des Mikroskopes erfolgt ist.

Andererseits hat es nicht an Stimmen gefehlt, welche der Histologie ihren anatomischen Charakter abzusprechen versucht haben. So hat H. v. Meyer (Anatom in Zürich) behauptet, »daß die Histologie, d. h. die Lehre vom Bau und Leben der Elementarteile ebensowenig Anatomie sei, als Kenntnis der Baumaterialien Architektur oder hüttenkundige Kenntnis der Metalle Maschinenlehre«. Das Unzulässige dieses Vergleiches wird sofort klar, wenn man bedenkt, daß einerseits dem Architekten wie dem Maschinenbauer die Kenntnis ihrer Baumittel nicht aus einer Zerlegung von Gebäuden und Maschinen erwachsen, vielmehr Voraussetzung für die Möglichkeit, Häuser und Maschinen zu bauen, ist und daß andererseits der tierische Organismus weder ein totes Gebäude noch eine Maschine ist.

Neuestens endlich stellt man mit Vorliebe den biologischen Charakter der Histologie in den Vordergrund und sucht den morphologischen zu verwischen. Sie wird aber niemals aufhören, eine morphologische Wissenschaft zu sein, auch wenn sie sich biologischer Methoden bedient. Ihr morphologisches Arbeitsfeld ist unerschöpflich, und stets werden ihre Ergebnisse bestimmend bleiben für Richtung und Fortschritt unserer biologischen Erkenntnis.

Nach den obigen Auseinandersetzungen können wir aber Fortschritte in der Histologie nur von neuen Methoden erwarten. Fast jeder Fortschritt, den die Histologie in den letzten 30 Jahren zu verzeichnen hat, ist auf eine neue Methode zurückzuführen. Daher müssen wir der histologischen Technik unser besonderes Augenmerk zuwenden.

Sie hat sich aus den einfachen Anfängen der anatomischen Präparation zu einer Kunst entwickelt, deren richtige Anwendung und kritische Beurteilung für den Histologen von wesentlicher Bedeutung ist.

Verfolgen wir kurz diese Entwicklung, so sehen wir, daß man sich im Anfange hauptsächlich auf die Untersuchung der frischen, überlebenden Gewebe beschränkte, indem man ihre Elemente mechanisch, durch Zerzupfen mit Nadeln zu isolieren versuchte und ihr Verhalten gegen wenige Reagenzien (Wasser, Essigsäure, Ätzkali) prüfte. Bald lernte man den Wert färbender, erhärtender und mazerierender Zusätze (Jod, Chromsäure, Alkohol) erkennen.

Der Zusatz dieser Reagenzien sollte vor allem der großen Schwierigkeit begegnen, welche in der Durchsichtigkeit frischer Gewebe für die mikroskopische Wahrnehmbarkeit liegt. Nach den Gesetzen der Optik ist nur das morphologisch erkennbar, was sich durch sein Lichtbrechungsvermögen von der Umgebung unterscheidet. Nun be-

sitzen die verschiedensten Gewebe im frischen Zustande nahezu das gleiche Brechungsvermögen. Daher erscheint z. B. die frische Hornhaut, trotz ihres verwickelten Baues vollkommen strukturlos.

Schon Schwann wußte, daß auf Essigsäurezusatz die Kerne deutlich hervortreten, und Marchese Corti, später J. Gerlach haben die Eigenschaft des Karmins (den man zur Färbung von Injektionsmassen benutzte) entdeckt, sich vorzüglich mit dem Kern zu verbinden und diesen dadurch deutlich hervortreten zu lassen.

Auch die einfache Methode, aus kompakten Organen, die vorher in Alkohol oder Chromsäure erhärtet worden waren, mittels eines scharfen Rasiermessers dünne, durchsichtige Schnitte herzustellen, fand bald Meister.

Mit diesen wenigen Hilfsmitteln ausgerüstet, konnten die Histologen bis zum Beginne der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, vor allem Johannes Müller, Th. Schwann, Purkinje, Henle, Kölliker, Leydig, Remak u. a. die größten Entdeckungen machen.

Die weiteren, wesentlichen Fortschritte der histologischen Technik waren geknüpft an den Umstand, daß man an Stelle der einfachen Erhärtung der Gewebe ihre Fixierung bis in die feinsten Teilchen anstrebte, an die Ausbildung der Färbe- und Imprägnationsmethoden, an die Einführung der Einbettungsmethoden und an die Erfindung des Mikrotomes.

Dank dieser Schneidemaschinen sind wir heute imstande, von gut in Zelloidin oder Paraffin eingebetteten Geweben oder Organen Schnitte von großer Feinheit (0,005—0,002 mm Dicke) und lückenlose Schnittreihen herzustellen, deren geistige oder körperliche Rekonstruktion uns den tiefsten Einblick in den Aufbau der Organismen ermöglicht.

Die Fixierung besteht im blitzschnellen Abtöten der lebenden Gewebe und Zellen, indem wir deren Eiweißkörper möglichst in situ, meist durch Gemische von Säuren und schweren Metallsalzen, Osmiumtetroxyd, Formalin, zur Gerinnung oder durch wasserentziehende Mittel, wie absoluten Alkohol, zur Erstarrung bringen. Daß dabei zum Auftreten mannigfacher Kunstprodukte infolge von Fällung und Lösung, Quellung und Schrumpfung Gelegenheit geboten ist, ist klar. Daher müssen die Bilder, welche verschieden fixierte Objekte darbieten, sowohl untereinander, wie mit dem lebenden oder überlebenden Objekt verglichen und mit großer Vorsicht beurteilt werden, wie uns dies der Begründer der modernen Technik, W. Flemming, gelehrt hat. Strukturen, die ausschließlich an fixierten Objekten sichtbar sind, müssen mit Mißtrauen betrachtet werden.

Die Färbetechnik hat durch die Einführung der Teerfarben einen ungeahnten Aufschwung genommen. Ihr Hauptziel ist, uns die sichere Unterscheidung der verschiedenen Gewebe zu ermöglichen, dann aber auch, die an die Eiweißkörper der Gewebe und Zellen gebundenen feinsten Strukturen optisch aufzuspalten, in ihren gegenseitigen räumlichen Beziehungen sichtbar zu machen.

Sind wir auf diesem Wege heute auch in den Besitz recht spezifischer Färbungen gelangt, so ist doch die Anzahl der Färbungen, die wirklich den Wert von mikrochemischen Reaktionen haben, gering. Physikalische Verhältnisse, sowie die Vorbehandlung der Gewebe spielen eine große Rolle beim Ausfall der Färbung. Dies gilt besonders von den Imprägnations- und den sogenannten regressiven Methoden. Ihre Ergebnisse können vielfach überhaupt nur auf Grund unserer durch die älteren Methoden gewonnenen Erfahrungen richtig beurteilt werden.

Auch das Ergebnis der Färbungen muß immer wieder an der Hand dieser älteren Methoden geprüft werden. Am scheinbar vollkommen klaren, scharf und kontrastreich gefärbten Durchschnitt können uns Dinge entgehen, welche durch Beobachtung am Überlebenden, durch einfache Isolations- oder Mazerationsmethoden leicht nachweisbar sind.

Lehr- und Handbücher.

Mikroskop.

1866 Harting, Das Mikroskop. Theorie, Gebrauch, Geschichte und gegenwärtiger Zustand desselben. (Aus dem Holländischen.) 2. Aufl. Braunschweig.

1877 Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig.

1882 Dippel, Handbuch der allgemeinen Mikroskopie. 2. Aufl. Braunschweig.

1885 Dippel, Grundzüge der allgemeinen Mikroskopie. Braunschweig.

1889 Behrens, Kossel und Schiefferdecker, Das Mikroskop und die Methoden der mikroskopischen Untersuchung. Braunschweig.

1892 Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskopes bei histologischen Untersuchungen. Leipzig.

1895 Zimmermann, A., Das Mikroskop. Ein Leitfaden der wissenschaftlichen Mikroskopie. Wien.

1896 Petri, Das Mikroskop. Von seinen Anfängen bis zur jetzigen Vervollkommnung. Berlin.

1901 Weinschenk, E., Anleitung zum Gebrauch des Polarisationsmikroskops. Freiburg i. B. In 4. verb. Aufl. unter dem Titel: Das Polarisationsmikroskop. 1919.

1904 Garten, S., Leitfaden der Mikroskopie. Leipzig. J. Weber.

1912 Hager, H. und Mez, C., Das Mikroskop und seine Anwendung. 11. Aufl. Berlin.

1914 Scheffer, W., Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig u. Berlin. (35. Bd. der Sammlung »Aus Natur und Geisteswelt«).

1920 Laubenheimer, K., Lehrbuch der Mikrophotographie. Berlin und Wien.

Lehre von den Zellen und Geweben.

1841 Henle, J., Allgemeine Anatomie. Leipzig.

1852 Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 3 Bde. Leipzig. 1899—1902. Der 3. Band bearbeitet von V. von Ebner.

1857 Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M.

1871/72 Stricker, S., Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. Leipzig.

1888 Ranvier, Traité technique d'Histologie. Deutsch von Nicati und v. Wyß. Leipzig. 2. édition 1889.

1888 Toldt, C., Lehrburch der Gewebelehre. 3. Aufl. Stuttgart.

1891 Schiefferdecker und Kossel, Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. Braunschweig,

1894 Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe. Wiesbaden.

1893—99 Renaut, Traité d'Histologie pratique. 3 Bde. Paris.

1903 Böhm und v. Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 3. Aufl.

1904 Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

1905 Pekelharing, Voordrachten over Weefsellcer. Haarlem. 2. verb. Aufl. 1917.

1907 Heidenhain, M., Plasma und Zelle. 1. Lief. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Zentren und die Granulalehre. 2. Lief. (1911). Die kontraktile Substanz, die nervöse Substanz, die Fadengerüstlehre und ihre Objekte. Jena.

1910 Stöhr, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 14. Aufl. Jena. 17. Aufl. (1918 von O. Schultze).

1910 Schäfer, E. A., The essentials of histology, descriptive and practical. 8. edition. London.

1911 Sobotta, J., Atlas und Lehrbuch der Histologie. 2. Aufl.
1911 Krause, R., Kursus der normalen Histologie. Berlin-Wien. (Atlas).
1911 Ellenberger (mit Anderen), Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere. Berlin. S. Parey.
1911 Prenant, Bonin, Maillard. Traité d'Histologie; Tome I: Cytologie générale et spéciale; Tome II: Histologie et Anatomie microscopique. Paris.
1913 Gurwitsch, Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena.
1914 Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl. Leipzig.
1915 Szymonowicz, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie. 3. Aufl Wiesbaden. 4. verb. Aufl. Leipzig, C. Kabitzsch. 1921.
1920 Ramon y Cajal, Manual de histologia normal. 8. edition. Madrid.
1920 Holmgren, E., Lärobok i Histologi. Med 742 original mikrofotografier och 40 övriga text figurer. Stockholm.
1920 Böhmig, L., Die Zelle (Morphologie und Vermehrung). Sammlung Göschen. Berlin u. Leipzig.
1921 Ellenberger und Trautmann, Grundriß der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 5. umgearb. Aufl. Berlin, P. Parey 1921.

Histologische Technik.

1893 Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 8. Aufl. 1919. München u. Berlin, von B. Romeis.
1898 Lee, A. und Meyer, P., Mikroskopische Technik. 4. Aufl. Berlin, 1910.
1907 Rawitz, R., Lehrbuch der mikroskopischen Technik. Leipzig.
1910 Krause, R. (mit vielen Anderen), Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. 2 Bde 2. Aufl. Berlin und Wien.
1913 Becher und Demoll, Einführung in die mikroskopische Technik. Leipzig.
1914 Mayer, P., Einführung in die Mikroskopie. Berlin. (Allgemein verständlich.)
1920 Mayer, P., Zoomikrotechnik. Bornträger, Berlin.

I. Das Mikroskop.

Sein Bau und Gebrauch, seine Leistungsfähigkeit.

Allgemeiner Bau des Mikroskopes[1]).

Man spricht von einem einfachen und einem zusammengesetzten Mikroskope. In praxi bezeichnet man ersteres gewöhnlich als Präpariermikroskop oder Lupe und letzteres als Mikroskop schlechtweg.

Die Gesamtheit der brechenden Medien des menschlichen Auges erzeugt auf der Netzhaut ein verkleinertes, umgekehrtes Bild. Die Größe dieses Bildes hängt vom Sehwinkel ab; wird dieser zu klein, dann kann das Bild nicht mehr wahrgenommen werden. Man schiebt dann zwischen Auge und Objekt eine Konvexlinse ein.

Die Lagebeziehung des Objektes zum Brennpunkt der Linse hängt von dem Refraktionszustande des Auges, das mit der Linse zusammen ein optisches System bildet, ab. Für das emmetrope Auge muß sich das Objekt in der vorderen Brennebene der Linse befinden, für das myope innerhalb, für das hypermetrope außerhalb der einfachen Brennweite. Nur dann werden in diesen Fällen, ohne daß das Auge akkommodiert, die vom Objekt ausgehenden Strahlen annähernd in einem Punkte auf der Netzhaut vereinigt und entsteht auf dieser ein aufrechtes vergrößertes Bild. Da einfache Linsen, besonders bei stärkerer Vergrößerung (Krümmung) nur fehlerhafte Bilder geben (s. w. u.), verwendet man meist Linsenkombinationen, an welchen diese Fehler korrigiert sind, die aber sonst wie einheitliche Linsen wirken.

Ein solches korrigiertes Linsensystem oder eine sog. Lupe von stärkerer Vergrößerung (10—20 fach), die so an einem Gestell befestigt ist, daß sie gegen einen Objekttisch gehoben und gesenkt werden kann, bezeichnen wir als einfaches Mikroskop.

Der Objekttisch ist durchlöchert und durch diese Öffnung kann von unten her mittels eines Spiegels das Objekt beleuchtet werden.

Das zusammengesetzte Mikroskop besteht, ähnlich wie das astronomische Fernrohr, aus einer Linse, die ein umgekehrtes, vergrößertes, reelles Bild entwirft und dem Objekte zugewendet ist, daher Objektiv benannt wird und aus einer zweiten Linse, mittels welcher dieses reelle Bild nach Art einer Lupe betrachtet wird (Fig. 1). Diese ist dem Auge des Beobachters zugewendet und heißt daher Okular.

Während jedoch beim astronomischen Fernrohre das Objektiv eine Linse von sehr großer Brennweite ist, muß sie beim Mikroskop von kurzer Brennweite sein.

Beide Linsen waren bei den ersten Mikroskopen durch eine Röhre fest verbunden, und zwar in einer Entfernung, bei welcher das Lupenbild in der deutlichen Sehweite (d. i. beim Emmetropen konventionell 250 mm) entworfen wird. Daraus ergibt sich, daß Vorrichtungen vorhanden sein mußten, um das Objekt dem Objektiv nähern oder es von ihm entfernen zu können. Ist dies der Fall, dann ist es immer möglich, das Objekt in eine solche Lage zu bringen, daß es deutlich gesehen wird. Das allein genügt jedoch für ein gutes Mikroskop nicht.

Das Objektiv und das Okular können nicht einfache Linsen sein, aus Gründen,

---

1) Unter Voraussetzung der Grundzüge der geometrischen Optik und Vermeidung der komplizierten Theorie.

die bald besprochen werden sollen; sie sind vielmehr Linsensysteme in starrer Fassung, die an eine Röhre, den Tubus, auswechselbar befestigt werden können, entweder durch Anschrauben oder durch Einschieben.

Die Vorrichtung zur Einstellung des Objektes muß außerdem ein Heben und Senken des Objektives — was bald an Stelle der Näherung oder Entfernung des Objektes eingeführt wurde — innerhalb feinster Grenzen (Tausendstel von mm) gestatten, da man sich beim mikroskopischen Sehen, im Gegensatz zum gewöhnlichen, das körperliche Bild erst durch Einstellung in aufeinander folgenden Ebenen konstruieren muß.

Endlich müssen Vorrichtungen zur fein abstufbaren Beleuchtung des Objektes mit parallelen und konvergenten Strahlen vorhanden sein.

Wir wollen zunächst die mechanische Einrichtung an einem älteren und dann an einigen modernen Mikroskopen besprechen.

Man bezeichnet die Gesamtheit dieser mechanischen Einrichtungen als Stativ.

Dieses besteht aus einem schweren, in der Regel hufeisenförmigen Fuß (Fig. 2, *F*), auf welchem sich eine Säule *S* erhebt. Diese trägt den durchlochten Objekttisch *OT*, darunter einen um zwei aufeinander senkrechte Achsen drehbaren Doppelspiegel *Sp*, dessen eine Fläche eben, dessen andere konkav ist.

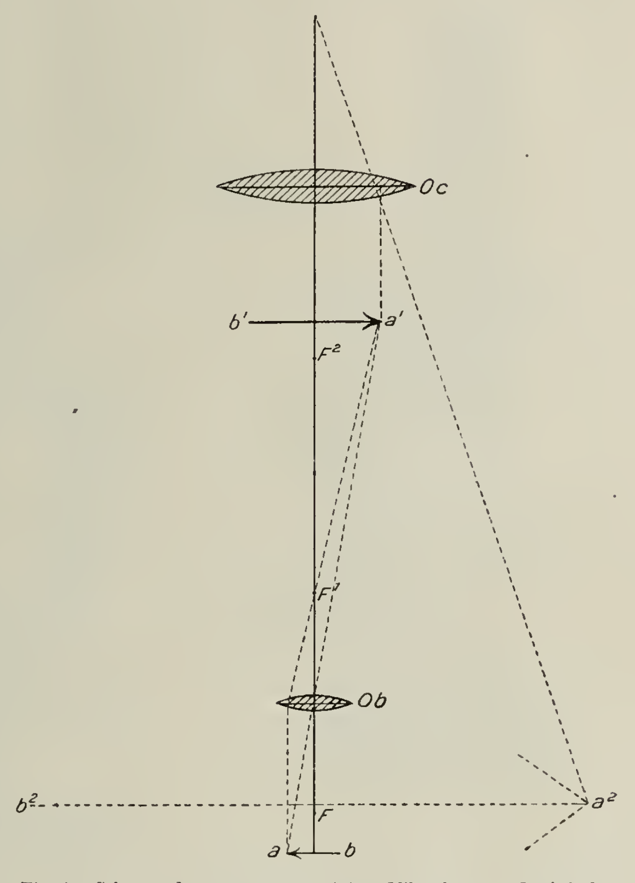


Fig. 1. Schema des zusammengesetzten Mikroskopes. Vereinfachte Konstruktion nach O. Fischer (Med. Physik). *Ob* Objektiv; *Oc* Okular; *a*, *b* Objekt; b^1, a^1 des verkehrte, reelle Bild des Objektes; b^2, a^2 das virtuelle, durch das Okular vergrößerte Bild.

Über dem Objekttisch ist auf verschiedene Weise der Tubus *Tu* so angebracht, daß er in senkrechter Richtung verschoben werden kann. Im vorliegenden Falle ist eine durch Längseinschnitte federnde Hülse *TH* mittels zweier an beiden Enden gegabelter Arme (Fig. 3) *P* durch acht Schrauben beweglich an der Säule *S* befestigt. Zwischen dieser Parallelogrammverschiebung (von Roberval) besitzt die im oberen Teil hohle Säule einen Schlitz, in welchen der feste, mit der Tubushülse starr verbundene Arm *A* hineinragt. Auf diesen Arm drückt von unten her eine starke Spiralfeder innerhalb der hohlen Säule. Das obere Ende der Säule ist mittels einer Metallplatte verschlossen; diese trägt in der Mitte eine Schraubenmutter, in welcher eine außerordentlich feine Schraube, die Mikrometerschraube läuft, deren unteres Ende auf den starren Arm *A* drückt und so der Feder entgegen wirkt.

Die Mikrometerschraube ist der wichtigste und wertvollste Teil der mechanischen Einrichtung; sie kann durch den großen Schraubenkopf *MS* bewegt werden.

In der federnden Tubushülse festgeklemmt steckt der ausziehbare Tubus *Tu*, an dessen unteres Ende das Objektiv *Ob* angeschraubt, in dessen oberes Ende das Okular *Oc* lose eingesteckt werden kann.

Dreht man die Mikrometerschraube von links nach rechts, so drückt sie auf den starren Arm *A*, preßt die Feder zusammen und die Tubushülse samt dem Tubus senkt sich, das Objektiv nähert sich dem Objekt. Dreht man umgekehrt, von rechts nach links, so kommt die elastische Kraft der Feder auf den Arm zur Wirkung, sie hebt die Tubushülse und das Objekt entfernt sich vom Objekt.

Da der Schlitz und die Mikrometerschraube eine beschränkte Länge haben, muß man mit dem Abwärtsdrehen sofort einhalten, wenn man einen stärkeren Widerstand fühlt und die Schraube auf eine mittlere Stellung zurückdrehen. Dreht man die Schraube zu hoch heraus, so läuft sie leer, d. h. ohne auf den Tubus zu wirken.

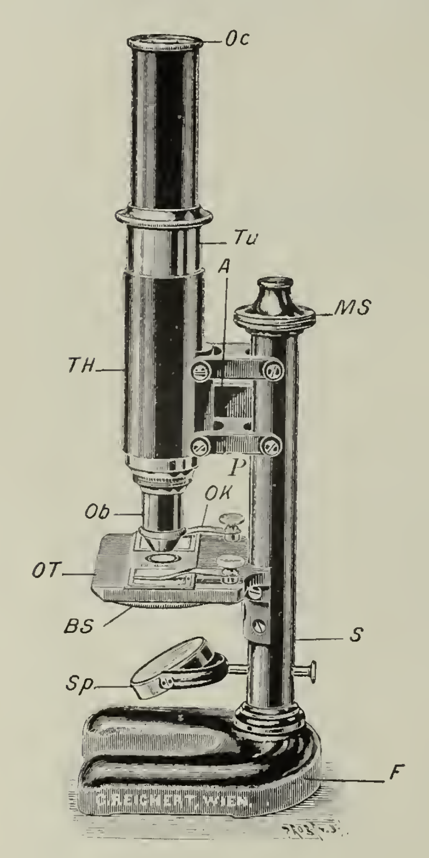


Fig. 2. Stativ Nr. V von Reichert, Wien.

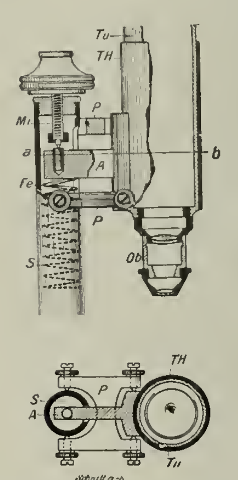


Fig. 3. Einrichtung der Mikrometerschraube am Längs- und Querschnitt.

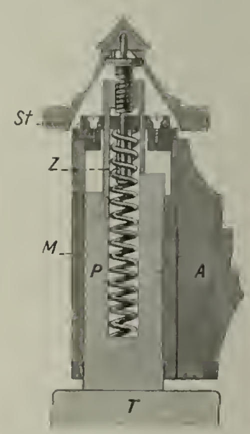


Fig. 4. Prismenführung.

Die grobe Einstellung wird durch schraubenartig drehendes (nicht vertikales!) Verschieben des Tubus in der Hülse bewirkt, die Mikrometerschraube dient lediglich zur feinen Einstellung. Zieht man den Tubus aus der Hülse heraus, um das Objektiv anzuschrauben (was niemals zu fest geschehen darf) oder zu wechseln, darf man ihn nicht umdrehen, weil sonst das Okular herausfällt.

Eine andere Bewegungseinrichtung und Verbindung des Tubus mit der Säule ist in der sog. Prismenführung (Fig. 4) gegeben, welche einen sehr genauen Gang bedingt und bei vielen Mikroskopen (Hartnack, Seibert, Winkel, Zeiß) in verschiedener Ausführung in Verwendung ist.

Die Stativsäule geht über dem Tisch *T* in ein drei- und gleichseitiges Prisma *P* über, welches hohl ist. In dieser Höhlung steckt eine starke Spiralfeder. Über dieses Hohlprisma ist ein zylindrischer Mantel *M* oder eine Hülse genau aufgepaßt, welche

an einem fixen horizontalen Arm A die Tubushülse trägt. Die Feder im Hohlprisma drückt vermittels eines Steges St mit Führungszapfen Z auf diese Hülse und sucht sie aufzuheben. Ihr wirkt eine im offenen, nach oben vorragendem Ende des Hohlprismas laufende Mikrometerschraube entgegen.

Dreht man die Schraube von links nach rechts, so senkt sich der Mantel und mit ihm der in der Hülse eingeklemmte Tubus, bis der untere Rand des Mantels auf den

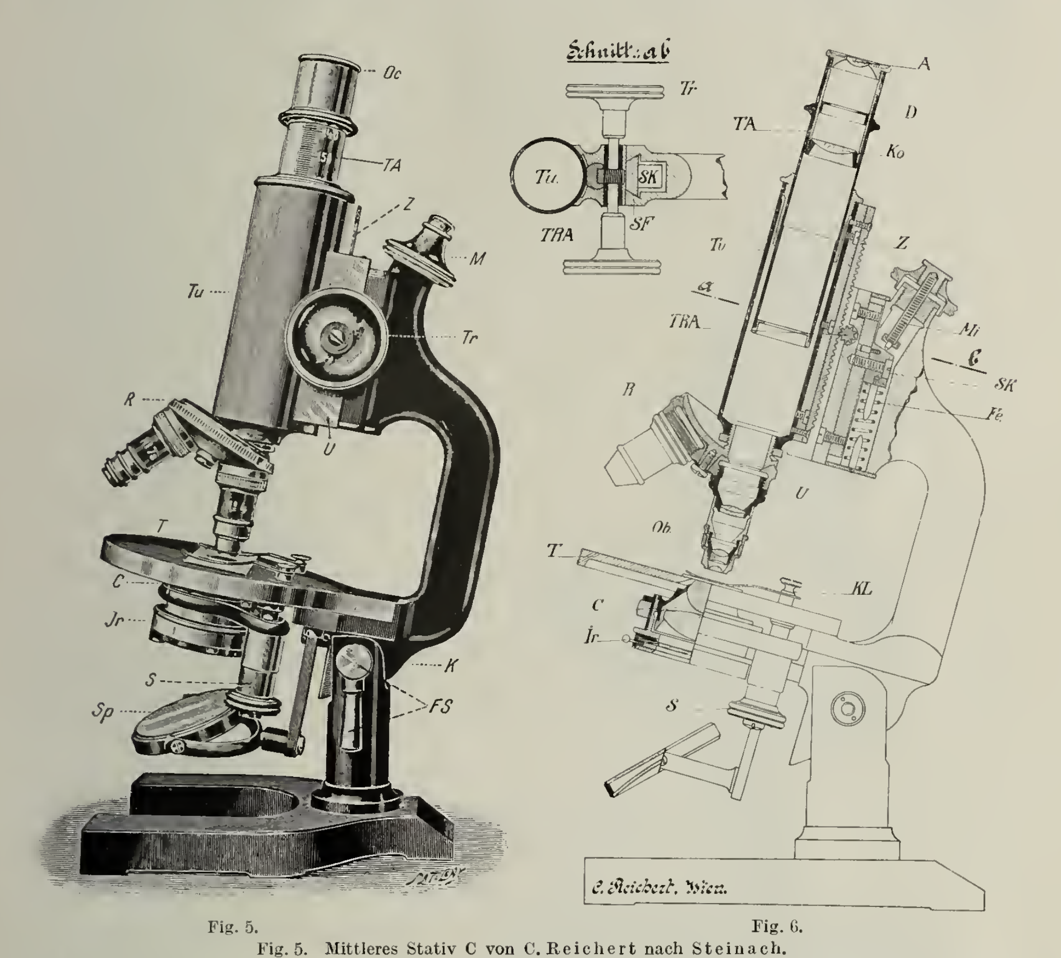


Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 5. Mittleres Stativ C von C. Reichert nach Steinach.

Fig. 6. Steinachs Stativ am Längsschnitt. A Augenlinse; D Diaphragma; Ko Kollektivlinse des Huygensschen Okulars; Fe Feder, welche den Schlitten und damit den Tubus in die Höhe drückt; Mi Mikrometerschraube, welche diesem Druck entgegenwirkt; KL Präparatenklammer. Übrige Erklärung im Text.

Objekttisch aufstößt. Fühlt man diesen Widerstand, so darf man nicht weiterdrehen, sondern muß sofort im entgegengesetzten Sinne (von rechts nach links) empordrehen, den Tubus in der Hülse mit der Hand drehend abwärts schieben und dann erst wieder die Mikrometerschraube gebrauchen.

Hat man die Schraube zu hoch emporgedreht, dann läuft sie leer und ist wirkungslos auf den Tubus; dann muß dieser mit der Hand drehend aufwärts bewegt werden, bevor man die Mikrometerschraube durch ausgiebiges Abwärtsdrehen wieder in ihre richtige Mittellage gebracht hat.

Bei den heutigen größeren Mikroskopen wird die Handverschiebung des Tubus in der Hülse durch Zahn und Trieb ersetzt. In Fig. 5 ist ein solches Instrument abgebildet, welches nebst einigen Vervollkommnungen wieder eine andere Einrichtung der Mikrometerschraube zeigt.

Zunächst ist der ganze Oberkörper des Mikroskopes samt dem Objekttisch in dem Gelenk bei *K* umlegbar bis zur horizontalen Lage des Tubus, was z. B. notwendig ist, wenn man das Stativ zum Photographieren benutzt. Der Hebel *FS* dient zur Feststellung des Oberkörpers in beliebig schiefer Stellung. Weiter ladet die über dem Tisch befindliche Säule griffartig aus, was zum bequemen und schonenden Erfassen und Tragen des Statives dient.

Die Verbindung des Tubus mit dem Stativ bzw. Tubusträger erfolgt durch eine Schlittenführung. Am Tubus *Tu* ist eine Zahnstange *Z* befestigt, welche in einer $^3/_4$-kreisförmigen Umfassung gleitet und in ihr durch einen Trieb *Tr* auf- und abwärts bewegt wird. Dieses (in der Fig. 5 heller gehaltene) Stück samt Tubus und Trieb gleitet in einer Schwalbenschwanzführung im ausgehöhlten Tubusträger (dunkel gehalten) und wird durch eine in diesem befindliche Feder (Fig. 6) emporgedrückt. Ihr wirkt die schief gestellte Mikrometerschraube *Mi* entgegen.

Zur groben Einstellung dient eine Zahn- und Triebbewegung. Die vertikal gestellten großen Schraubenköpfe *Tr* sind durch eine horizontale Achse, die scharfkantig längsgerieft ist, so daß ihr Querschnitt (Fig. 6 *TRA*) wie ein Zahnrad erscheint, verbunden. Diese Achse greift in die an der Tubushülse befindliche Zahnstange *Z* ein.

Die Teilung am Tubusauszug *TA* ermöglicht, eine bestimmte Tubuslänge zu wählen.

Zum bequemen Wechseln der Objektive befindet sich am unteren Ende des Tubus anschraubbar ein sog. Revolver *R*, eine drehbare, durchlöcherte Scheibe, an welcher zwei (wie in Fig. 5) bis vier Objektive befestigt und durch einfaches Drehen zum Gebrauch eingestellt werden können. Dieses Stativ besitzt auch eine vollkommene Beleuchtungsvorrichtung (*C*, *IB*, *Sp*), welche später besprochen werden soll.

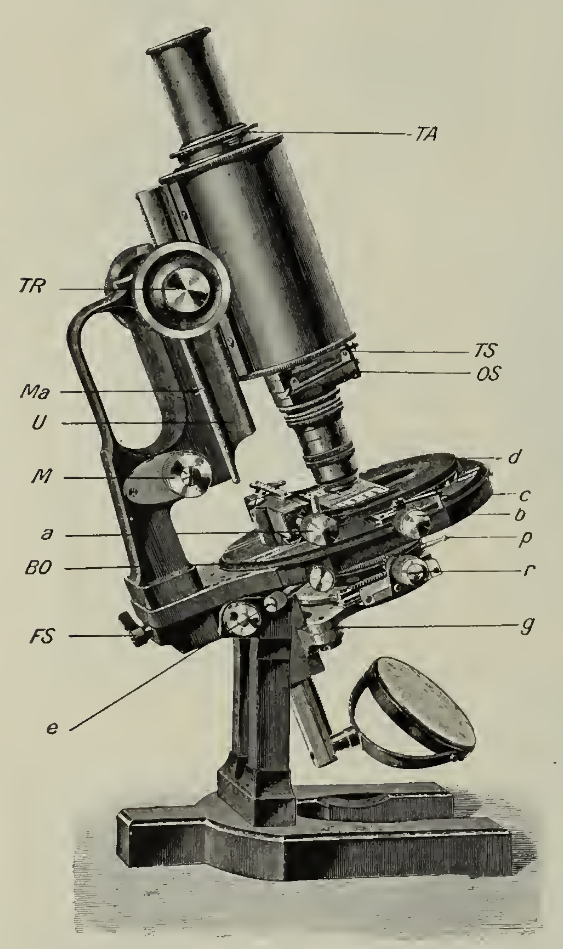


Fig. 7. Großes Stativ I von C. Zeiß mit beweglichem Objekttisch (sog. Kreuztisch) und Schlittenwechsler für die Objektive.

In Fig. 7 ist endlich ein ganz großes Stativ der Firma Zeiß in Jena abgebildet. Neben ähnlichen Einrichtungen, wie sie schon beim Steinachschen Stativ beschrieben wurden, findet sich hier abermals ein ganz anderer Mechanismus zur feinen Einstellung (nach M. Berger). Statt der früher allgemein gebräuchlichen Prismenführung ist auch hier die von der Firma zuerst (1898) eingeführte Schlittenführung

verwendet. Der vertikal bewegliche Schlitten *U* trägt die Führungsbahn der groben Einstellung mit Zahn und Trieb *Tr*, sowie den Tubus. Dieser Schlitten wird durch eine im krahnartigen, ausgehöhlten Teile *Ma* angebrachte, vertikal gestellte starke Feder nach unten gedrückt. Dieser Feder wirkt die ebenfalls senkrecht gestellte Mikrometerschraube entgegen, welche unten mit einem Schneckenrade als Kopf fest verbunden ist. Dieses und damit die Schraube wird durch eine horizontal gestellte Schraube ohne Ende bewegt, deren Triebköpfe (der rechte ist bei *M* sichtbar) seitlich vorstehen. Die Grenze der Verschiebbarkeit des Schlittens ist durch die Marke bei *Ma* außen ersichtlich gemacht. So ist die empfindliche mikrometrische Verschiebungseinrichtung im Inneren des krahnartigen Trägers, der auch in einen Griff zum Tragen des Mikroskopes ausladet, vor allen äußeren Einwirkungen gut geschützt[1]).

Zum Auswechseln der Objektive ist an Stelle des allerdings bequemeren Revolvers eine exakter zentrierbare Schlitteneinrichtung verwendet. Sie besteht aus einem am Tubus festgeschraubten Tubusschlitten *TS*, in welchen der das Objektiv tragende Objektschlitten *OS* von vorn nach hinten oder seitlich eingeschoben werden kann.

Zur Verschiebung des Präparates ist ein mechanisch beweglicher Objekttisch *BO* angebracht. Er ist einmal um die optische Achse drehbar, welche Bewegung durch die Klemmschraube *e* arretiert werden kann; dann ermöglicht er die Verschiebung des durch Klammern befestigten Objektträgers mittels des Triebknopfes *a* nach der Seite und mittels des Walzenkopfes *b* auf der beweglichen Platte *d* von vorn nach hinten oder umgekehrt. Diese Bewegung kann durch den Bügel *c* arretiert werden.

Zwei senkrecht zueinander, seitlich angebrachte Skalen mit Noniuseinteilung ermöglichen die genaue Zentrierung des Tisches und die Wiederauffindung einer beliebigen Stelle im Objekte.

Die Blende (*p*) des gleich zu besprechenden Beleuchtungsapparates kann im Gelenke *g* ausgeklappt werden; dies ist nötig, wenn man die Beleuchtungslinse (Kondensor s. u.) aus der Schieberhülse entfernen oder in sie einschieben will.

Die Beleuchtungsvorrichtung an den Mikroskopen zeigt auch verschiedene Grade der Vollkommenheit.

Im einfachsten Falle (Fig. 2) wird das vom Spiegel kommende Licht durch eine unter dem Objekttisch angebrachte, drehbare und mit verschieden großen Öffnungen versehene Scheibe, eine sog. Scheibenblende, abgestuft. Die Drehung erfolgt an dem gekerbten Rande der Scheibe, die bei *BS* etwas über den Tischrand vorsteht. Bei parallelem Licht (Planspiegel) wählt man im allgemeinen eine weitere, bei konvergentem eine engere Blendungsöffnung.

Eine bessere Zentrierung und feinere Abstufung der Beleuchtung gestatten die Zylinderblenden (Fig. 8, *c*). Das sind kurze Hohlzylinder, in deren oberes Ende verschieden weite Blenden (*e*) eingesetzt werden können. Der ganze Zylinder wird dann in eine kurze Schiebhülse, unterhalb der Tischöffnung, eingeschoben, bis sich die Blendung in der Tischebene befindet. Durch Höher- oder Tieferschieben während der Beobachtung kann man die Lichtstärke ganz allmählich abstufen. Diese Bewegung kann auch durch Zahn und Trieb geschehen.

Der vollkommenste Beleuchtungsapparat ist der von Abbe (Fig. 8).

Er kann bei den großen Stativen als Ganzes in einer Schienenführung unter die Tischöffnung eingeschoben und wieder entfernt werden. Seine wesentlichen Bestandteile sind: 1) der Kondensor *a*, 2) die Irisblende *p*, und 3) der Spiegel.

Der Kondensor ist ein Linsensystem, welches an Stelle einer gewöhnlichen Zylinderblende in die Schiebehülse eingeschoben, allenfalls mittels der Schraube *r* darin festgestellt werden kann. Das Licht, welches vom Spiegel kommt, wird durch das Linsensystem so gebrochen, daß der Lichtkegel, der auf das annähernd im Brenn-

[1]) Neuestens hat Zeiß die Mikrometerschraube ganz aufgegeben und (nach Meyer) durch ein Triebwerk von Zahnrädern ersetzt; dadurch ist jeder tote Gang ausgeschlossen und eine noch feinere Einstellung ermöglicht.

punkte befindliche Objekt fällt, einen möglichst großen Öffnungswinkel besitzt. Der Kondensor ist entweder zweiteilig (Fig. 8, *a*), besteht aus einer unteren bikonvexen und oberen plankovexen Linse und besitzt eine Apertur von 1,20; oder er ist drei-

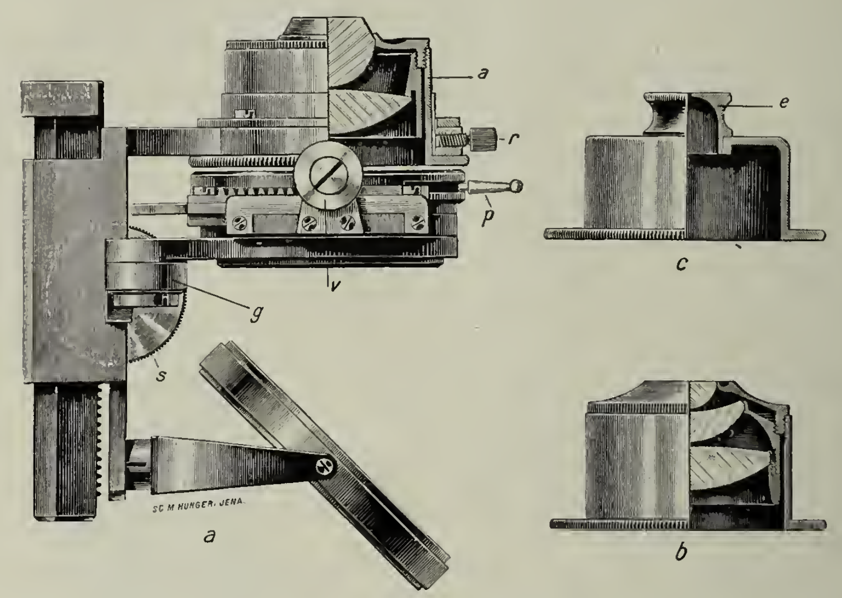


Fig. 8. Abbescher Beleuchtungsapparat (*a*) mit zweiteiligem Kondensor. *b* dreiteiliger Kondensor; *c* Zylinderblende.

teilig, indem zwischen die vorigen Linsen eine dritte konkav-konvexe eingeschoben ist, wodurch eine Apertur von 1,4 erreicht wird (*b*).

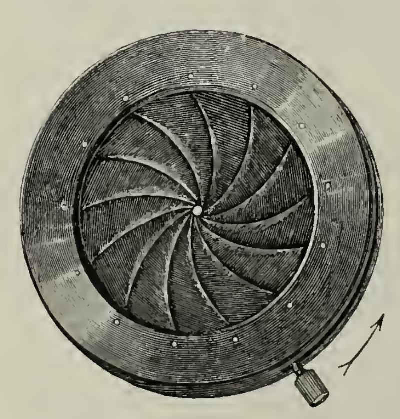


Fig. 9. Irisblende zugezogen.

Der Kondensor kann entweder ausgeklappt (in Fig. 5 durch Drehen an der Schraube *S*) oder einfach herausgezogen und durch eine gewöhnliche Zylinderblende ersetzt werden.

Die Abstufung der Beleuchtung ist durch die unterhalb des Kondensors angebrachte, höchst sinnreiche Irisblende (*Ir* Fig. 6, 9) ermöglicht, welche durch einfaches Schieben an dem Knopf oder dem Stift *p* (Fig. 7, 8) eine konzentrische Verengerung oder Erweiterung (ähnlich der Bewegung bei der Iris des Auges) ermöglicht.

Unter der Iris befindet sich außerdem ein Diaphragmenträger, auf welchen eine blaue Glasscheibe für das Arbeiten bei künstlichem Lichte aufgelegt werden kann. Die Irisblende ist mittels Zahn und Trieb (Fig. 7, Fig. 8 *v*) seitlich verstellbar und ermöglicht so nicht nur schiefe Beleuchtung, sondern kann in dieser Stellung auch im Azimut gedreht werden, wodurch die schiefe Beleuchtung von allen Seiten auf das Objekt zur Anwendung kommen kann. Der Kondensor samt Iris kann ebenfalls mittels Zahn und Trieb *s* gehoben und gesenkt werden, was wegen der wechselnden Dicke der Objektträger von Wichtigkeit ist. Die Irisblende samt ihrer Verschiebungsvor-

richtung kann im Gelenk ausgeklappt werden, was beim Wechseln des Kondensors oder Ersatz dieses durch eine einfache Zylinderblende nötig ist. Der Spiegel ist der gewöhnliche Doppelspiegel. Bei eingeschobenem Kondensor wird in der Regel der Planspiegel verwendet.

Objektiv und Okular.

Die wesentlichen optischen Bestandteile des Mikroskopes sind das Objektiv und das Okular. Ersteres entwirft das reelle Bild, welches mit dem Okular nach Art einer Lupe angesehen wird. Was nicht in dem Bild enthalten ist, welches das Objektiv entwirft, kann durch das Okular nicht hineingebracht werden; nur auseinandergezogen wird das Bild.

Daher erfordert die Anfertigung der Objektive die größte Sorgfalt.

Die ersten Mikroskope, welche einfache Linsen besaßen, waren mit großen Mängeln behaftet, deren wesentlichste die sphärische und chromatische Aberration sind.

Unter ersterer versteht man die Tatsache, daß jede Sammellinse die Lichtstrahlen am Rande stärker bricht als gegen die Mitte (Fig. 10); dadurch gelangen die von einem Punkte ausfahrenden Strahlen nicht wieder in einem Punkte zur Vereinigung, sondern in einer Reihe von solchen; d. h. das Bild wird verzerrt.

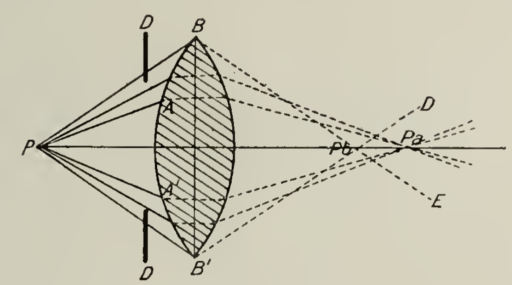


Fig. 10. Sphärische Aberration.

Die sphärische Aberration wird um so größer, je stärker die Krümmung der Linse, d. h. je geringer deren Brennweite ist. Da nun stark vergrößernde Linsen eine sehr kurze Brennweite haben müssen, wächst mit dem Vergrößerungsvermögen der störende Einfluß der sphärischen Aberration. Man kann diese Aberration herabsetzen, wenn man nur die mittleren Teile der Linsen wirken läßt und die Randteile abblendet (in Fig. 10 durch das Diaphragma *DD* z. B.). Das ist aber bei den modernen Mikroskopen deshalb unmöglich, weil dadurch der Öffnungswinkel der Linse, welcher beim Abbildungsvorgang, wie gleich gezeigt werden soll, eine wesentliche Rolle spielt, verkleinert wird.

Unter Öffnungswinkel versteht man nämlich jenen Winkel, welchen die Randstrahlen eines zur Abbildung gelangenden Lichtpunktes einschließen (BPB'); mit anderen Worten: den Winkel, welchen die Randstrahlen eines von einem Objektpunkte ausfahrenden und vom Objektiv aufgenommenen Lichtkegels einschließen. Nur solange dieser Winkel klein bleibt, gelangen Rand- und zentrale Strahlen wieder in einem Punkte zur Vereinigung. Wird er größer, so vereinigen sich nur die der Achse benachbarten Strahlen nahe der Mitte im Brennpunkt, die dem Linsenrande näheren werden stärker gebrochen.

Daß der Öffnungswinkel beim Abbildungsvorgange eine ganz wesentliche Rolle spielt, wußten die älteren Mikroskopverfertiger schon lange aus der praktischen Erfahrung, ehe noch Helmholtz und Abbe dies theoretisch begründet haben.

Je größer nämlich der Öffnungswinkel, desto mehr Feinheiten des Objektes kommen zur Abbildung; daher hat man heute den Öffnungswinkel nahezu auf 180° gebracht.

Man mußte daher auf andere Weise versuchen, die Aberration zu beheben. Zunächst hat man dies durch Verwendung von Linsenkombinationen und auch dadurch angestrebt und zum Teil erreicht, daß man die Krümmungsradien der bikonvexen Linsen in ein bestimmtes Verhältnis brachte (etwa 1:6 gibt die geringste sphärische Aberration). Man kombiniert solche Bikonvexlinsen mit Bikonkavlinsen, während man seit Amici die dem Objekt zugewendete Linse plankonvex (halbkugelig), die ebene

Fläche dem Objekt zugewendet macht. (Bei umgekehrter Stellung erhöht sich die sphärische Aberration etwa um das Vierfache.)

Ein anderer Fehler einfacher Linsen ist die chromatische Aberration. Sie beruht darauf, daß die Linsen beim Durchgang des Lichtes dieses spektral zerlegen, d. h. in Farben auflösen. Diese Farben erfahren eine verschieden starke Ablenkung, so daß sie nicht wieder in einem Punkte zur Vereinigung kommen. Am stärksten werden die violetten, am schwächsten die roten Strahlen abgelenkt (Fig. 11). Dadurch erhält das Bild farbige Säume.

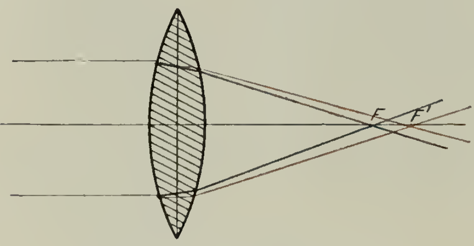


Fig. 11. Chromatische Aberration.

Eine wesentliche Verbesserung dieses Mangels ist zuerst 1807 den Holländern H. und J. van Deyl und bald darauf dem berühmten Münchner Optiker Fraunhofer dadurch gelungen, daß sie zur Herstellung der Linsenpaare verschiedene Glassorten, und zwar das schon im 17. Jahrhundert bei Fernrohren und dann bei Mikroskopokularen angewendete Crown- und Flintglas verwendeten.

Diese optischen Fehler der Linsen wurden zuerst von Huygens (1678, Leyden) und Newton (1687, London) richtig erkannt und genauer studiert. Newton hat auch schon das Prinzip der Achromasie, die Kombination von Gläsern mit verschiedenem Dispersionsvermögen, richtig erkannt.

Das erste achromatische Objektiv, das aus einer Kombination von Bikonvexlinsen aus Crown- und einer Bikonkavlinse aus Flintglas bestand, war 1791 von einem holländischen Kavallerieobersten François Beeldsnyder konstruiert worden.

Das Zerstreuungs-(Dispersions-)vermögen des schweren Flintglases ist fast doppelt so groß, als jenes des leichten Crownglases, während die Brechungsindizes nur geringe Verschiedenheit aufweisen; sie betragen bei Flintglas 1,75, bei Crownglas 1,53.

Durch die Kombination dieser Gläser erhielt man die sog. achromatischen Objektive, die auch bezüglich der Aplanasie große Vorzüge boten.

Diese achromatischen Objektive konnten die chromatische Aberration aber nicht für alle, sondern nur für zwei Farben beheben, so daß immerhin geringe Farbenränder, das sog. sekundäre Spektrum, wahrnehmbar blieben. Auch war die Aplanasie nur für eine einzige, die dem Auge am hellsten erscheinende, Farbe des Spektrums erreicht.

Fig. 12. Linsenanordnung in einem apochromatischen Immersionssystem von 2 mm Brennweite und 1,40 numerischer Apertur am Durchschnitt; nach Czapski. V. 3.

Erst Abbe hat durch Verwendung neuer Glassorten, hauptsächlich weicher Phosphat- und Boratgläser die chromatische Aberration nahezu ganz, nämlich für drei Farben, beheben können, besonders in Verbindung mit eigenen sog. Kompensationsokularen. Solche Objektive nannte er apochromatische (Fig. 12). Sie zeigen ihre volle Farbenreinheit nur mit den für sie berechneten Kompensationsokularen (s. unten). Für sich allein verstärken die Apochromate sogar für Blau, geben daher bläuliche Ränder.

Während die Bezeichnung der achromatischen Objektive nach Übereinkommen durch Ziffern (*0—9*) oder durch Buchstaben (*A—F*) erfolgt, wobei die höheren Ziffern

die stärkere Vergrößerung anzeigen, ist bei den apochromatischen Objektiven stets ihre Äquivalentbrennweite in Millimetern angegeben. Aus dieser läßt sich die Eigenvergrößerung der Objektive für die deutliche Sehweite durch einfache Division berechnen. So beträgt die Eigenvergrößerung eines Objektives von 8 mm Brennweite 250 : 8 = 31,25.

Beim Übergang der Strahlen von Glas in Luft werden sie gebrochen, die Randstrahlen total reflektiert, so daß sie nicht mehr vom Objektiv aufgenommen werden; es gehen also Strahlen verloren, die sonst dem Bilde zugute kämen. Um dies zu vermeiden, hat man zwischen Deckglas und Linse Wasser gebracht. Diese Wasserimmersion wurde zuerst von Amici (etwa 1830) geübt, der damit auch an den Muskelfasern wichtige Entdeckungen gemacht hat, die erst 1868 von Krause wiederholt und in ihrer Bedeutung erkannt wurden.

Das Wasser verhütet die totale Reflexion der Randstrahlen des Strahlenkegels und vergrößert so den Öffnungswinkel.

Da der Brechungsquotient des Glases 1,52, der des Wassers 1,33 ist, so findet immer noch eine Ablenkung statt, die vermieden werden könnte, wenn man Glas und Objektiv mit einem Medium vom Brechungsindex des Glases verbinden könnte. Dies zu tun, hat zuerst Stephenson vorgeschlagen, und Abbe und Zeiß haben es dann ausgeführt.

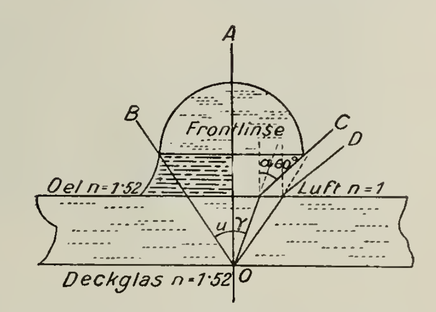


Fig. 13. Schema zur Erläuterung der Immersionswirkung. OA optische Achse.

So sind die vollkommensten Systeme, die Öl- oder homogenen Immersionen entstanden, bei denen Zedernöl als Immersionsflüssigkeit verwendet wird, das einen Brechungsquotienten von 1,51 bis 1,52 (verharztes) besitzt (Fig. 13).

Bei diesen Objektiven wird nun ihre Leistungsfähigkeit nicht mehr durch den Öffnungswinkel allein bestimmt, sondern man muß auch den Brechungsindex der angewendeten Immersionsflüssigkeit in Rechnung ziehen.

Abbe hat den so gewonnenen Faktor die numerische Apertur genannt. Diese ist $a = n$ (Brechungsindex der Immersionsflüssigkeit) $\times$ sin des halben Öffnungswinkels, also $a = n \cdot \sin u$.

Nun verhalten sich die Brechungswinkel umgekehrt, wie die Brechungsindices der angewendeten Immersionsflüssigkeiten: $\sin u : \sin u' = n' : n$. $n \sin u = n' \sin u' = n^2 \sin u^2$ usw.; d. h. die Lichtmenge in einem Strahlenbüschel, das verschiedene Medien durchsetzt, ist gleich dem halben Öffnungswinkel des Büschels in dem betreffenden Medium multipliziert mit dessen Brechungsindex.

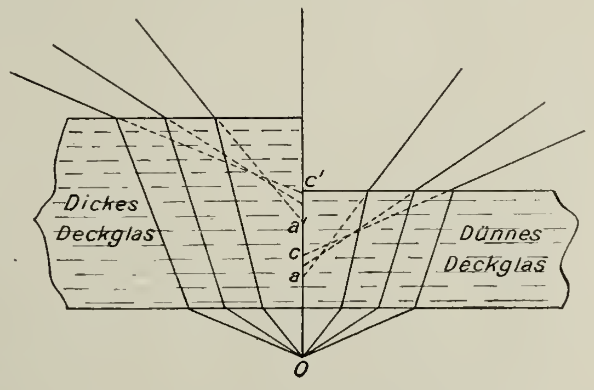


Fig. 14. Bildverzerrender Einfluß des Deckglases.

Bei Wasserimmersion entspricht der numerischen Apertur 1 ein Öffnungswinkel von 97°; bei Ölimmersion ein solcher von 82°, d. h. er braucht nicht so groß zu sein, um dasselbe zu leisten.

Eine wichtige Rolle beim Abbildungsvorgang spielt auch die Dicke des Deckglases bei stärkeren Trockensystemen und Wasserimmersion.

Die stärker schief auffallenden Randstrahlen werden näher dem Objektiv zur Vereinigung gelangen als die mehr zentralen, also eine Art sphärischer Aberration, die mit der Dicke des Deckglases zunimmt (Fig. 14; $ac < a'c'$).

Dieser bildverzerrende Einfluß des Deckglases kann bei gewöhnlichen Trockensystemen durch den Tubusauszug korrigiert werden; bei dünnen Deckgläsern zieht man den Tubus aus, bei dickeren schiebt man ihn ein.

Sehr starke Trocken- und Wasserimmersionssysteme bedürfen aber einer Einrichtung, welche gestattet, den Abstand der Linsen zu regulieren. Das sind die sog. Korrektionssysteme (Fig. 15), an welchen durch Drehung an dem Ringe *b* eine Teilung direkt die Einstellung für eine bestimmte Deckglasdicke ermöglicht. Zur Bestimmung der letzteren bedient man sich der sog. Deckglastaster.

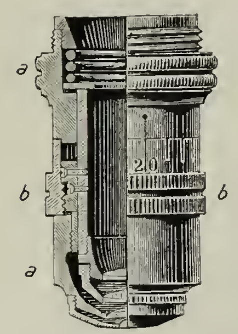


Fig. 15. Korrektionssystem.

Das Okular ist auch eine Linsenkombination in einem kurzen Tubus. Die untere Linse gehört eigentlich streng genommen noch zum Objektiv, indem sie zur Herstellung des Bildes beiträgt; sie verkleinert das vom Objektiv entworfene Bild etwas, macht es dadurch lichtstärker und trägt zu seiner Ebnung bei; außerdem bringt sie durch Knickung der vom Objekt seitlich ausgehenden Strahlenbüschel diese noch in die Augenlinse und damit ins Auge. Sie heißt daher Kollektiv- oder Kollimatorlinse. Die eigentliche Okular- oder Frontlinse wirkt lediglich als Lupe. An der Stelle, wo das Bild entworfen wird, befindet sich im Innern ein Diaphragma (Fig. 6, *D*).

Man unterscheidet im wesentlichen zwei Typen von Okularen: das gebräuchlichste ist das von Huygens (fälschlich auch nach Campana benannt), an welchem die konvexen Linsenflächen beide gegen das Objektiv gerichtet sind, und das von Ramsden, bei dem die Kollektivlinse ihre Konvexität jener der Augenlinse zukehrt.

Beide bestehen aus nicht achromatischen Linsen; doch ist die Achromasie durch die Entfernung der beiden Linsen und die gewählten Brennweiten erreicht.

Beim Okular nach Huygens ist die Brennweite der Kollektivlinse doppelt so groß, wie die der Augenlinse, und die Entfernung der beiden Linsen annähernd gleich der halben Summe ihrer Brennweiten. Der untere Brennpunkt liegt zwischen beiden Linsen des Okulars, der obere außerhalb, in geringer Entfernung über der Augenlinse.

Auf das Diaphragma kann noch ein Glasmaßstab aufgelegt werden. Will man das Okular als Lupe benutzen, so muß man es umkehren.

Beim Okular nach Ramsden sind die Brennweiten der beiden Linsen einander und auch der Entfernung der Linsen gleich.

Die Brennpunkte liegen beide außerhalb des Okulars, welches daher in jeder Lage als Lupe dienen kann. Ein über der Kollektivlinse angebrachter Maßstab wird von beiden Linsen gleichmäßig vergrößert, nicht nur von der Augenlinse allein, wie beim ersten Typus.

Ganz verschieden sind die sog. Kompensationsokulare. Diese sind achromatische Linsenkombinationen von 3—4 Linsen, welche absichtlich so konstruiert sind, daß sie für die verschiedenen Farben eine ungleiche Vergrößerung ergeben, und zwar vergrößern sie für Rot stärker als für Blau. Da alle apochromatischen Objektive für Blau stärker vergrößern, so kompensieren diese Okulare den Fehler der Objektive und geben beide zusammen gleichmäßig farbenreine Bilder. Der Diaphragmenrand allein zeigt einen gelblichen oder rötlichen Saum.

Diese Okulare sind daher nicht für gewöhnliche achromatische Objektive — die

allerstärksten ausgenommen, die auch für Blau überkorrigiert sind — verwendbar; umgekehrt sind apochromatische Objektive nicht mit gewöhnlichen Okularen zu verwenden.

Während letztere eine willkürliche Bezeichnung durch Ziffern haben, indem die schwächsten mit 1, die stärkeren mit steigenden Ziffern bis 6 bezeichnet werden, geben die Nummern der Kompensationsokulare (Fig. 16) 2, 4, 6, 8, 12, 18 sofort die Vergrößerung an, welche sie auf die Eigenvergrößerung der Objektive bewirken.

Daraus ergibt sich, daß man durch einfaches Wechseln der Okulare beträchtliche Verschiedenheiten in der Vergrößerung erzielen kann. Dieser Wechsel kann bei scharfer Einstellung, ohne daß eine Änderung der Tubuslänge nötig wäre, vorgenommen werden, da bei allen Kompensationsokularen die unteren Brennpunkte in derselben Höhe im Tubus liegen, so daß beim Wechseln die Entfernung des oberen Brennpunktes der Objektive vom unteren der Okulare, die sog. optische Tubuslänge, unverändert bleibt. Sie beträgt 180 mm, wenn die wirkliche Tubuslänge 160 mm ist.

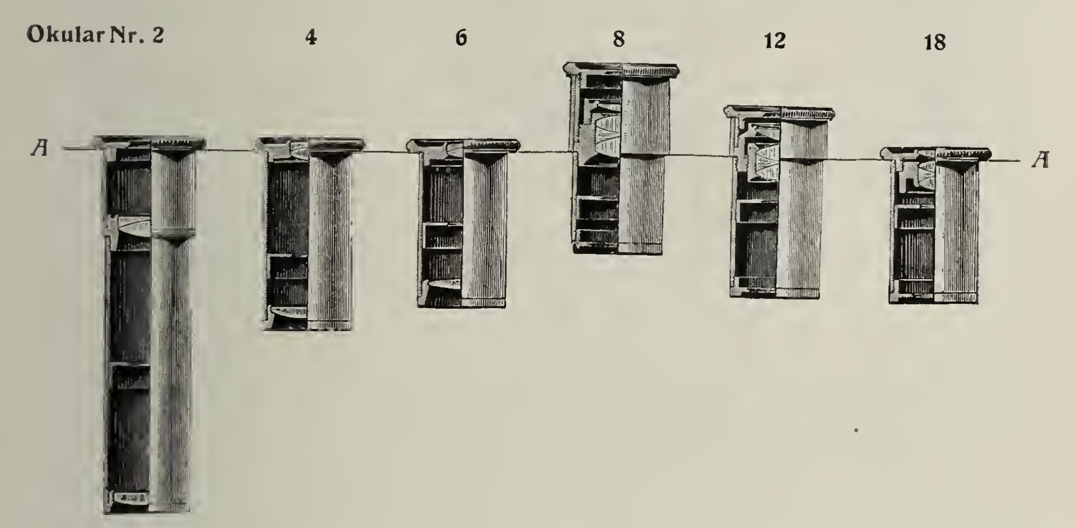


Fig. 16. Kompensationsokulare (1/2 natürl. Größe). AA Ebene des oberen Tubusrandes.

Mikroskopische Maße. Bestimmung der Vergrößerung. Messen und Zeichnen.

Man hat es beim mikroskopischen Arbeiten mit so kleinen Dingen zu tun, daß man bei Wahl eines Millimeters als Einheit immer mit Bruchzahlen rechnen müßte; z. B. müßte die Größe eines menschlichen Blutkörperchens durch 0,0075 mm ausgedrückt werden. Man hat daher den Tausendstel-Millimeter, das Mikron, als Einheit gewählt, die man mit dem griechischen Buchstaben μ bezeichnet.

Die Vergrößerung eines Mikroskopes kann man theoretisch aus den Brennweiten und der Tubuslänge berechnen. Bei den Apochromaten ist die Vergrößerung bestimmt durch die deutliche Sehweite (auf die der Tubus auszuziehen ist) 250, gebrochen durch die Brennweite des Objektivs, multipliziert mit der Okularvergrößerung. Für Objektiv 8, Okular 6 z. B. $(250 : 8) \times 6 = 31,25 \times 6 = 187,5$.

Eine praktisch nicht leicht auszuführende und auch nicht sehr genaue Art ist die, daß man mit beiden Augen arbeitet, wozu viel Übung gehört. Man nimmt als Objekt einen feinen Maßstab, sog. Objektmikrometer[1]) (1 mm in 100 Teile geteilt), be-

1) In manchen Katalogen wurde es auch als Objektivmikrometer bezeichnet, weil es dem Objektiv zugewendet ist.

trachtet ihn durch den Tubus, während man mit dem anderen Auge einen neben das Mikroskop gelegten Millimetermaßstab betrachtet und beide Maßstäbe zur Deckung zu bringen sucht. Decken sich z. B. 50 Teilstriche des Objektmikrometers mit 30 des Maßstabes, so ist die Vergrößerung 30 : 0,5 = 60. Die Vergrößerung hängt natürlich von der Entfernung des Vergleichsmaßstabes ab; man muß diesen daher in die normale Sehweite (250 mm) bringen.

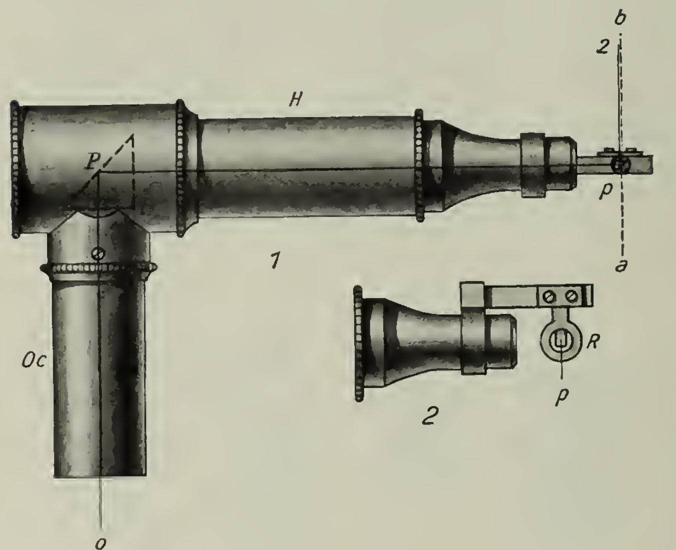


Fig. 17. Zeichenapparat von Oberhäuser.

Eine andere Art, die Vergrößerung zu bestimmen, ist die durch Zeichnung. Man zeichnet die Teilstriche des Objektmikrometers auf einer in deutlicher Sehweite befindlichen Papierfläche nach, mißt nun ihre Entfernung und dividiert diese durch die Anzahl der nachgezeichneten Teilstriche.

Um Bild und Maßstab oder Zeichenfläche zur Deckung zu bringen, hat man eine Reihe von Apparaten ersonnen. Sie zerfallen in solche, bei denen die Zeichenfläche in das Bild projiziert wird und solche, bei denen das Bild auf die Zeichenfläche geworfen wird. Letztere sind die natürlicheren, da es angenehmer ist, das Bild dort zu sehen, wo man zeichnet. Eine Bedingung dafür ist, daß Bild und Zeichenfläche dieselbe Helligkeit besitzen.

Zu den Zeichenapparaten, welche das Bild auf die Zeichenfläche projizieren, mit denen man also dort zeichnet, wo man das Bild sieht, gehört die sog. Camera lucida von Oberhäuser, während bei dem zweiten zu besprechenden Apparat, dem von Abbe-Zeiß, die Zeichenfläche in das Bild projiziert wird.

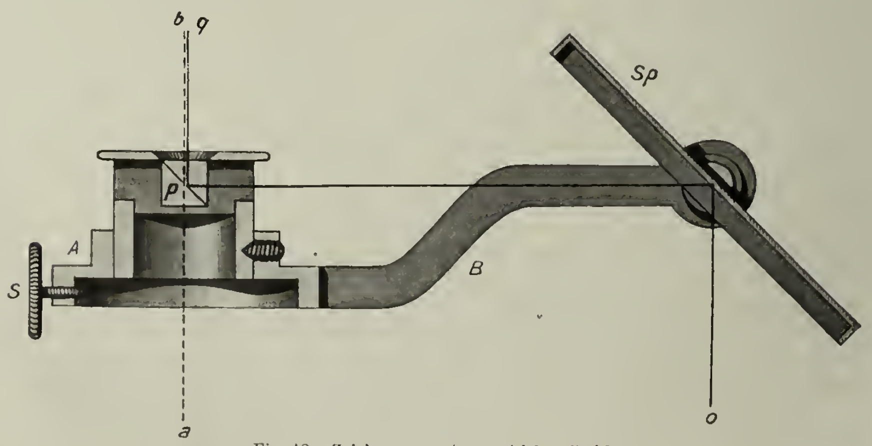


Fig. 18. Zeichenapparat von Abbe-Zeiß.

Der Zeichenapparat von Oberhäuser (Fig. 17) besteht aus einem rechtwinkelig geknickten Rohre, dessen vertikaler, kürzerer Teil an Stelle des Okulars in den Tubus geschoben wird, während der längere an seinem kegelförmig verjüngten, durch eine Linse geschlossenem Ende ein kleines Prisma trägt. Ein großes, total reflektierendes Prisma befindet sich an der Knickungsstelle im Inneren des Rohres.

Durch dieses wird das Bild in das kleine Prisma und durch dieses in das Auge geworfen, während man neben dem kleinen Prisma vorbei auf die Zeichenfläche sieht. So sieht man Bild und Zeichenfläche gleichzeitig in derselben Ebene. Ein Nachteil ist nur das in diesem Falle kleine Gesichtsfeld.

Der Zeichenapparat von Abbe-Zeiß (Fig. 18) beruht auf einem ganz anderen Prinzipe. Er wird über dem Okulare angebracht und an diesem durch eine Schraube, *S*, befestigt. Er besteht aus einem kleinen Glaswürfel, welcher aus zwei Prismen zusammengekittet ist. Die Trennungsfläche ist zum Zwecke der totalen Reflexion mit einer Silberschicht belegt, die nur im Zentrum des Würfels ein Loch besitzt. Durch dieses treten die vom Objektiv, bzw. Objekt kommenden Strahlen *ab* und gelangen so unmittelbar in das Auge des Beobachters. Andererseits wird durch einen an einem seitlichen Arm befindlichen Spiegel die Zeichenfläche auf die spiegelnde Fläche im Glaswürfel und durch diese in das Auge geworfen (*oq*).

In beiden Fällen ist, soll man die Bleistiftspitze und das zu zeichnende Bild scharf sehen, eine richtige Abblendung der Zeichenfläche wichtig, wozu am letzteren Apparat neuestens eine eigene Vorrichtung mit verschieden dunklen Rauchgläsern verwendet wird.

Die Vergrößerung des Bildes wird am besten durch Mitzeichnen eines Glaßmaßstabes (Objektmikrometers) bestimmt. Man wertet die gezeichnete Teilung mit einem gewöhnlichen Maßstab aus und dividiert die erhaltene Anzahl von Teilstrichen durch die der mitgezeichneten, nachdem man erstere auf den Nenner der letzteren gebracht hat.

Zum Messen mikroskopischer Objekte bedient man sich am zweckmäßigsten des Okularmikrometers. Dieses besteht aus einem Glasscheibchen, welches eine Teilung — gewöhnlich 5 mm in 50 Teile geteilt — enthält und welches auf das Diaphragma des Okulares, zwischen Augen- und Kollektivlinse eingelegt wird. Dieser Maßstab wird dort gesehen, wo das Objekt zur Abbildung kommt, und so kann man einfach die Anzahl von Teilstrichen ablesen, welche dem zu messenden Gegenstande entsprechen. Die Anzahl dieser Teilstriche wird mit dem Wert des einzelnen Teilstriches multipliziert.

Dieser Wert muß aber erst für jedes Objektiv und jede Tubuslänge mittels des Objektmikrometers bestimmt werden.

Eigentümlichkeiten des mikroskopischen Sehens.

Das mikroskopische Sehen findet unter wesentlich anderen Bedingungen statt als das im gewöhnlichen Leben. Während wir im gewöhnlichen Leben, mit wenigen Ausnahmen, z. B. wenn wir Schlieren im Glas beobachten, die Gegenstände im auffallenden, reflektierten Lichte betrachten, findet das mikroskopische Sehen umgekehrt, mit wenigen Ausnahmen (undurchsichtige Körper), im durchfallenden Lichte, mit Durchleuchtung von Seite des Spiegels statt. Die Dioptrik mit ihren Gesetzen hat immer selbstleuchtende Körper zur Voraussetzung, das mikroskopische Sehen nur durchleuchtete Objekte.

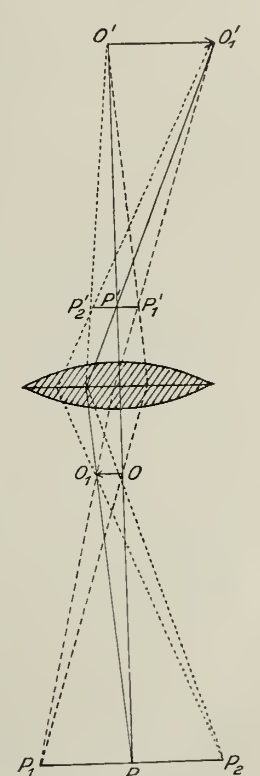


Fig. 19. Schema der Bildentstehung im Mikroskop. (Aus Zimmermann, Das Mikroskop.)

Betrachtet man die umstehende, einfache Konstruktion (Fig. 19), welche uns zur Erläuterung des mikroskopischen Sehens dienen soll, so stellt $P_1 P P_2$ den Spiegel dar, welcher die direkte Lichtquelle ist und nach geometrisch-optischen Gesetzen in der hinteren Fokalebene des Objektivs bei $P'_2 P' P'_1$ abgebildet wird. Zwischen Spiegel und Objektiv ist das Objekt $O_1 O$ eingeschaltet, von dem ein Bild weiter entfernt in der Ebene zwischen Kollektiv- und Augenlinse bei $O' O'_1$ entworfen wird

Nur das leuchtende Objekt, also der Spiegel, bzw. die Blendenöffnung, sendet von allen Punkten Lichtwellen aus, die wir als Lichtkegel betrachten können, soweit sie in das Objektiv gelangen. Im Schema sind nur drei solche Punkte P_1, P und P_2 angedeutet.

Das Objekt sendet selbst kein Licht aus, kann daher nach geometrisch-optischen Gesetzen nicht, so wie der Spiegel, bzw. die Blendungsöffnung, zur Abbildung gelangen. Wohl aber sind dadurch, daß das Objekt in den Gang der Lichtstrahlen, wie ein Gitter eingeschaltet ist, die Bedingungen der Beugung gegeben, und solche Beugungsvorgänge spielen die Hauptrolle bei der Abbildung des Objektes. Sie soll bei Besprechung feinster Strukturen näher erläutert werden.

Wenn die Strahlen, die der Spiegel aussendet, ungebeugt durch das Objekt durchgingen, d. h. durch dieses keine Ablenkung erführen, so ist es, als ob kein Objekt vorhanden wäre, d. h. wir würden es nicht wahrnehmen.

Diese eigentümliche Abbildung des Objektes, gleichsam als Beugungsbild einer Lichtquelle, hat zur Folge, daß die Bilder nicht so leicht und einfach zu deuten sind, wie solche im auffallenden Lichte. Es ist daher am besten und ein seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts geübtes Vorgehen, um in die Gesetze des mikroskopischen Sehens einzudringen, von der Betrachtung bekannter Objekte auszugehen, deren Form und Natur wir genau kennen. Als solche hat Harting Luftblasen und Öltropfen empfohlen, kleine kugelige, durchsichtige Gebilde, die teils schwächer, teils stärker lichtbrechend sind als ihre Umgebung. Auch in der Histologie haben wir es oft mit kugeligen, meist (in dünnen Schichten) durchsichtigen, wenig Licht absorbierenden Gebilden zu tun.

Wie kann aber unter solchen Umständen überhaupt ein Objekt gesehen werden? Ein vollständig durchsichtiges Objekt (wie z. B. eine Luftblase) kann nur gesehen werden, wenn oder weil sein Lichtbrechungsvermögen verschieden ist von dem der Umgebung, in der es liegt.

Dieser Satz klingt sehr einfach und banal und doch ist er oft in der Mikroskopie vergessen worden. Das anscheinende Axiom, daß dort, wo nichts zu sehen ist, auch nichts von Struktur vorhanden ist, bedeutet in der Mikroskopie einen Trugschluß, der aber leicht auch an makroskopischen Gegenständen als solcher erwiesen werden kann; so z. B. am Aussehen der Hornhaut. Diese muß ja ganz durchsichtig sein, wenn sie ihren Zweck erfüllen soll; sie zeigt auch, frisch unter dem Mikroskop untersucht, gar nichts von Struktur, erscheint durchsichtig wie Glas. Und doch hat sie eine sehr verwickelte Struktur: besitzt vorne ein geschichtetes Epithel, dann aus Fäserchen aufgebaute Lamellen mit verschiedengestaltigen Bindegewebszellen dazwischen, hinten eine dicke Glashaut und wieder eine epithelartige Zellage; außerdem reichliche Nerven. Von alledem sieht man an einer frischen Hornhaut gar nichts.

Oft ist behauptet worden, daß gewisse Dinge, die nur durch Reagenzien deutlich sichtbar werden, im Leben nicht vorhanden sind. Seinerzeit wurde dieser Trugschluß in bezug auf die Zellkerne gemacht; in lebenden Zellen sieht man den Kern gar nicht oder kaum, und trotzdem kann man heute nicht zweifeln, daß jede Zelle einen Kern besitzt.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Luftblase über. Man muß dieses Objekt schon deshalb kennen, weil es häufig bei der Anfertigung frischer Präparate in störender Weise vorkommt. Man erzeugt sie künstlich durch Schlagen einer etwas dickeren

Flüssigkeit, am besten Glyzerin, mit der flachen Messerklinge, bis es schaumig ist. Man wählt sich dann eine kleine Blase aus, so daß man sicher ist, wirklich eine Kugel unter den Augen zu haben. Große Blasen sind abgeplattet und zeigen nicht die reinen Erscheinungen einer kugeligen Luftblase.

Da es sich um ein vollkommen durchsichtiges Gasbläschen handelt, erwartet man unter dem Mikroskop einen einfachen Kreis zu sehen. Einen teilweise plastischen Eindruck hat man nur bei schwacher Vergrößerung; je stärker diese wird, desto reiner tritt die Flächenwahrnehmung in den Vordergrund. Wir können uns unter dem Mikroskope die dritte Dimension nur durch das Auf- und Abwärtsbewegen mit der Mikrometerschraube erschließen.

Wir gehen von einer mittleren Einstellung, bei der die Luftblase einen scharfen Rand zeigt, aus. Dieser scharfe Rand (Fig. 20, *m*) begrenzt nach innen einen breiten dunklen Ring, während er nach außen durch eine stark leuchtende Linie, die sog. Diffraktionslinie, von der farblosen Umgebung getrennt wird. Innerhalb des schwarzen Ringes kann man noch hellere und dunklere, teilweise farbige konzentrische Linien, sog. Interferenzlinien, beobachten. Die Mitte des schwarzen Ringes erscheint als lichter Fleck von mittlerer und gleichmäßiger Helligkeit.

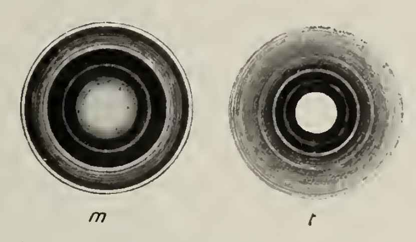


Fig. 20. Eine Luftblase bei mittlerer (*m*) und tiefer (*t*) Einstellung.

Die Erklärung dieses verwickelten Bildes ist nicht möglich, ohne die Gesetze der Beugung und Interferenz heranzuziehen. Die Haupterscheinung läßt sich aber auch auf Grund der dioptrischen Gesetze, indem wir den Gang der Lichtstrahlen in etwas vereinfachter Form verfolgen (Fig. 21, *L*), erklären.

Wir nehmen paralleles Licht an, das vom Planspiegel kommt. Diese Lichtstrahlen werden sich verschieden verhalten; solche, die gegen das Zentrum der Blase gerichtet sind, gehen ungebrochen durch; solche, die seitlich einfallen, werden beim Eintritt in die Blase vom, beim Austritt zum Einfallslot gebrochen; sie werden also nach oben divergieren. Diese Divergenz ist um so größer, je näher am Rande der Kugel die Strahlen einfallen. Sehr schief auffallende Strahlen und endlich total reflektierte gelangen gar nicht mehr in die Frontlinse des Objektives. Die Kugel erscheint also von bb' an, für den Fall, daß der Rand der Frontlinse bis b' reichen würde, nach außen gar nicht mehr beleuchtet, daher der schwarze Ring.

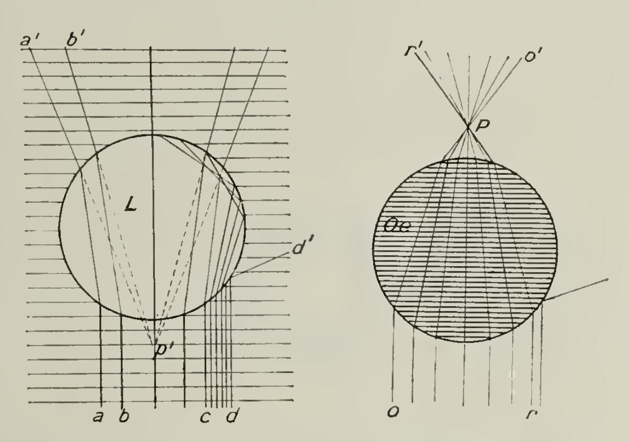


Fig. 21. Schema des Strahlenganges durch eine Luftblase (*L*) und eine Ölkugel (*Oe*). Die Strahlen aa' und bb' scheinen von dem virtuellen Brennpunkte P' unter der Luftblase auszugehen; bei *c* Strahlen, die an der Innenfläche der Luftblase reflektiert werden und interferieren; *d* total reflektierter Strahl. Die Strahlen oo' und rr' schneiden sich in dem reellen Brennpunkt *P* über dem Öltropfen.

Die Breite dieses Ringes hängt einmal von der Öffnung des Objektives ab; je flacher der Kegel, der noch vom Objektiv aufgenommen wird, d. h. je größer der Öffnungswinkel des Objektivs, desto schmaler wird der schwarze Ring sein. Der Öffnungswinkel ist aber um so größer, je stärker die Vergrößerung des Mikroskopes ist.

Die Breite des schwarzen Ringes hängt aber noch von der umgebenden Flüssigkeit ab; der Ring erscheint schmäler in Wasser, breiter in Glyzerin, noch breiter in Kanadabalsam. Das erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß im ersten Falle die ein- und austretenden Strahlen schwächer, in letzterem stärker gebrochen, d. h. abgelenkt werden.

Die dunkleren und helleren konzentrischen Linien innerhalb des dunklen Ringes kommen durch Reflexionen im Inneren der Kugel zustande, die teilweise zur Verstärkung, teilweise zur Aufhebung der Lichtwellen, also zur Interferenz führen. Dabei wird das Licht noch spektral zerlegt, weshalb man die Kreise auch farbig sieht. Auch die helle Diffraktionslinie am Rande der Luftblase, die nichts mit der reellen Grenze des Objektes zu tun hat, ist eine Interferenzerscheinung.

Gehe ich nun von dieser mittleren Einstellung durch Drehen der Mikrometerschraube nach rechts in die Tiefe, so nimmt die helle Mitte an Helligkeit zu, wird kleiner (Fig. 20, *t*), und schließlich sieht man das Linsenbild des Spiegels, bzw. der Lichtquelle.

Das erklärt sich wieder leicht aus der einfachen Konstruktion in Fig. 21, *L*; verlängert man die ausfahrenden Strahlen nach unten, so vereinigen sie sich unter der Luftblase in einem virtuellen Brennpunkte. In diesem werden die Bilder weit entfernter Gegenstände abgebildet. Stelle ich z. B. mit dem Spiegel auf einen Turm oder auf das Fensterkreuz ein oder bewege ich den Finger über den Spiegel, so werde ich bei tiefer Einstellung diese Gegenstände im Mikroskope sehen.

Gehe ich von der mittleren Einstellung mit der Schraube in die Höhe, so breitet sich die helle Mitte aus, der schwarze Ring wird heller, und schließlich fließt beides zusammen mit dem umgebenden Gesichtsfeld.

Betrachten wir nun in gleicher Weise einen Öltropfen.

Man verreibt einen Tropfen Olivenöl in reiner, zäher Gummilösung zu einer Emulsion und bringt einen Tropfen davon auf den Objektträger.

Bei mittlerer Einstellung zeigt der Öltropfen ein ähnliches Bild wie die Luftblase (Fig. 22, *m*). Nur erscheint der schwarze Rand schmäler, die helle Mitte viel mehr ausgebreitet. Dies rührt aber nur von der geringeren Differenz der Brechungsquotienten zwischen Öl und Gummilösung, bzw. Wasser gegenüber dem ersten Falle her. In diesem hatten wir als Brechungsquotienten der Luft 1, des Glyzerins 1,46, die Differenz betrug 0,46. Im letzten Falle beträgt der Brechungsquotient des Öles 1,47, der der Umgebung 1,33, die Differenz also nur 0,15 (nicht $^1/_3$).

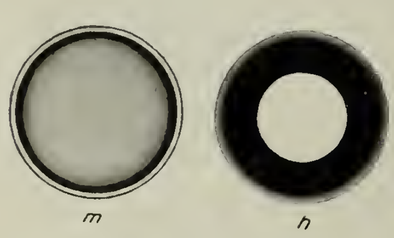


Fig. 22. Eine Ölkugel bei mittlerer (*m*) und hoher (*h*) Einstellung.

Die Erklärung für dieses Bild ist wieder an der vereinfachten Konstruktion in Fig. 21, *Oe* zu geben.

Die seitlich einfallenden Strahlen werden in diesem Falle beim Eintritt in die Ölkugel zum, beim Austritte vom Einfallslot gebrochen; sie konvergieren nach oben. Es gibt wieder eine Grenze des Winkels, bei der die ausfahrenden Strahlen nicht mehr in die Öffnung des Objektivs aufgenommen werden, weshalb der Rand dunkel erscheint.

Gebraucht man die Mikrometerschraube, so findet man das umgekehrte Verhalten wie bei der Luftblase. Die Helligkeit der Mitte nimmt zu beim Empordrehen des Objektivs und erreicht ihr Maximum bei Einstellung über der Ölkugel (Fig. 22, *h*), wo sich die Strahlen in einem reellen Brennpunkte schneiden. Man kann hier wieder die (reellen) Bilder des Spiegels oder der im Spiegel sich abbildenden Gegenstände wahrnehmen.

Geht man mit der Schraube in die Tiefe, so breitet sich die helle Mitte immer mehr aus, der Rand wird verwaschener, bis schließlich die ganze Ölkugel die Helligkeit der Umgebung annimmt.

Diese, an Luftblasen und Ölkugeln gemachten Erfahrungen sind für das praktische Mikroskopieren sehr wichtig. Einmal geben sie uns einen Fingerzeig, wie wir unter dem Mikroskop schwächer und stärker lichtbrechende Kügelchen, Bläschen oder Körnchen, um die es sich ja in der Histologie vielfach handelt, unterscheiden können; dies ist nur durch den Gebrauch der Mikrometerschraube möglich. Dann haben sie uns gezeigt, daß das Aussehen eines mikroskopischen Objektes von der umgebenden Flüssigkeit wesentlich beeinflußt wird, worauf noch näher eingegangen werden soll.

Was nun von kugeligen, durchsichtigen Objekten gilt, kann entsprechend auch auf anders geformte solche Elemente übertragen werden.

Zu den häufigsten Elementarteilen, die uns in der tierischen Gewebelehre begegnen, gehören Fasern oder Fäden von drehrunder Gestalt, z. B. Bindegewebsbündel oder Muskelfasern, Nervenfasern usw. Solche drehrunde, durchsichtige Fasern geben unter dem Mikroskope ähnliche Erscheinungen, wie sie an den Kugeln besprochen wurden.

Bei scharfer Einstellung auf den Rand sieht man wieder eine glänzende Licht- oder Diffraktionslinie; nach innen von ihr einen dunklen Rand, während die Mitte wieder hell erscheint. Dies ist nun ohne weiteres verständlich, da ja der Querschnitt der Faser ein Kreis ist, an welchem wir uns in gleicher Weise den Gang der Lichtstrahlen konstruieren können, wie z. B. bei der Luftblase.

Ist die Faser stärker lichtbrechend als die Umgebung, so werden von unten her parallel einfallende Lichtstrahlen nach oben zu konvergent gemacht und schneiden sich in einer Brennlinie über der Mitte. Die Randstrahlen werden wieder stark abgelenkt und gelangen nicht mehr in das Objektiv, weshalb der Rand dunkel erscheint. Zur Veranschaulichung dieses Verhaltens dienen am besten feine Glasfäden, die man sich durch rasches Ausziehen eines geschmolzenen Glasstabes leicht herstellen kann.

Solche Glasfäden sind besonders geeignet, den Einfluß der Umgebung auf das Aussehen des mikroskopischen Objektes empirisch zur Anschauung zu bringen.

Ranvier hat diesen Einfluß schon makroskopisch an Glasstäben gezeigt, die man in verschiedenen Flüssigkeiten im durchfallenden Lichte betrachtet. Bringt man in drei nebeneinander gestellte Küvetten, von denen die eine leer ist, die zweite Glyzerin, die dritte Schwefelkohlenstoff enthält, drei gleichdicke Glasstäbe und betrachtet sie im durchfallenden Lichte, so zeigt der Glasstab in Luft breite dunkle Ränder und eine helle Mitte, der in Glyzerin nur schmale dunkle Ränder und eine viel schärfere Kontur am Glasstab, während der in S_2C hohl erscheint, ohne Körper, als wenn ein gasförmiger oder dünnflüssiger Körper an seine Stelle getreten wäre.

Dieses verschiedene Aussehen erklärt sich aus der verschieden starken Lichtbrechung der Umgebung des Glasstabes; im ersten Falle beträgt die Differenz der Brechungsquotienten 0,52, im zweiten 1,52—1,46 = 0,06 und im dritten 1,52—1,62 = — 0,1. Hier ist also die Flüssigkeit stärker lichtbrechend als der Glasstab, daher das hohle Aussehen.

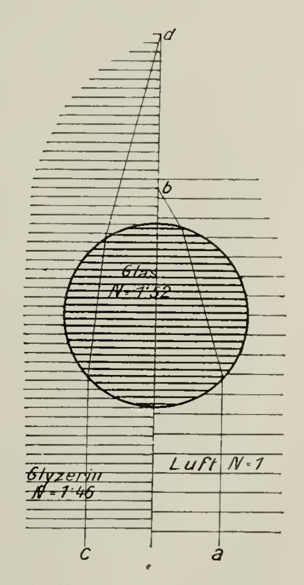


Fig. 23. Gang der Lichtstrahlen durch einen Glasstab in Luft (rechts) und in Glyzerin (links).

Wie eine einfache Konstruktion (Fig. 23) zeigt, werden die aus Luft in den Glasstab eintretenden Strahlen am stärksten gebrochen, daher knapp über dem Glasstab in

einer Brennlinie vereinigt, daher ein breiter dunkler Rand. Die aus Glyzerin eintretenden Strahlen werden nur wenig abgelenkt, daher viel weiter über dem Glasstab vereinigt, und so bleibt nur ein schmaler Rand unerleuchtet.

Betrachten wir nun dünne Glasfäden unter dem Mikroskop in verschiedenen Medien, z. B. Luft, Wasser und Kanadabalsam in Xylol gelöst (Fig. 24), so wird man etwas Ähnliches sehen: im ersten Falle (1) einen breiten dunklen Rand; geht man mit der Mikrometerschraube nur wenig in die Höhe, so erscheint die leuchtende Mitte als Brennlinie. Im Wasser (2) sind die dunklen Ränder viel schmäler, und man muß viel höher einstellen, um auf die Brennlinie zu stoßen. Im Balsam (3), dessen Brechungsexponent fast gleich ist dem des Glases, sieht man eigentlich nur eine dunkle Linie neben der Diffraktionslinie als Begrenzung des Glasfadens, sonst erscheint er gleichmäßig hell wie die Umgebung, und eine deutliche Brennlinie ist in diesem Falle nicht mehr wahrzunehmen. Ist das Zusatzmittel stärker lichtbrechend als der Faden, dann macht er den Eindruck einer leeren Röhre in einer anscheinend soliden Masse und die Brennlinie ist unter dem Glasfaden.

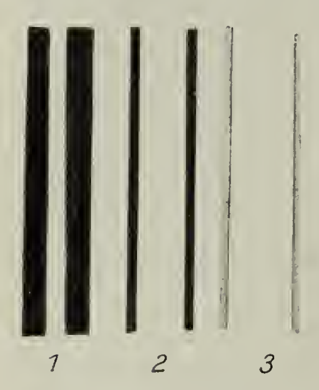


Fig. 24. Ein und derselbe Glasfaden unter dem Mikroskop. *1* in Luft, *2* in Wasser, *3* in Dammarharz betrachtet.

Hätte der Balsam das gleiche Brechungsvermögen wie der Glasfaden, so müßte letzterer — theoretisch — unsichtbar werden. Das ist in der Tat auch der Fall, wenn man in monochromatischem Licht, z. B. im gelben Natriumlicht untersucht. Da kann man den Faden zum Verschwinden bringen, wenn man Balsam und Xylol so mischt, daß der Brechungsexponent dem des Glases entspricht.

Im weißen Lichte ist dies nicht zu erreichen, weil die Dispersion in Betracht kommt, d. h. der Umstand, daß die Brechung für verschiedene Farben in verschiedenen Körpern sehr ungleich ist. Für weißes Licht gibt es keine Flüssigkeit, die für alle Farben die gleiche Brechbarkeit besäße wie das Glas.

Bei natürlichen Objekten kommt der Fall vor, besonders bei eiweißhaltigen Flüssigkeiten, die Gewebeelemente durchtränken, daß Brechungsquotienten, sowie auch Dispersion nahezu gleich sind, und man also wirklich unter dem Mikroskop ein homogenes Gesichtsfeld vor sich haben kann, während es sich um differente Teile handelt.

Der hier erläuterte Einfluß der umgebenden Flüssigkeit auf das Aussehen eines Objektes hat große Bedeutung für die histologische Technik gewonnen.

Liegen z. B. viele stark lichtbrechende Fasern übereinander, so wird von den einzelnen Fasern so viel Licht seitlich abgebeugt, daß gar kein Licht mehr in das Mikroskop gelangt und das ganze Objekt dunkel erscheint. Wenn man z. B. Baumwollfäden trocken untersucht, sieht man die einzelnen Fasern schon nicht mehr, wenn etwa 5—6 übereinander liegen. Setzt man nun aber eine stärker lichtbrechende Flüssigkeit zu, z. B. ein Gemisch von Glyzerin und Wasser, dann werden die dunklen Konturen verschmälert, und man kann die einzelnen Fasern auch in dicken Schichten noch gut wahrnehmen.

Dieser technische Kunstgriff, durch Zusatz einer geeigneten Flüssigkeit, die in ihrem Brechungsvermögen nicht zu sehr verschieden ist von dem des zu untersuchenden Gegenstandes, diesen durchsichtig zu machen, wird in der Histologie häufig angewendet. Man bezeichnet ihn als Aufhellung.

Wir haben bisher nur das Aussehen kugeliger und zylindrischer, fadenförmiger Objekte unter dem Mikroskope besprochen. Es gibt aber natürlich eine Unzahl anderer Formen, und stets wird die Form solcher durchsichtiger Körper für die Lichtverteilung, also für das Aussehen unter dem Mikroskope

von wesentlicher Bedeutung sein. So kann z. B. eine bikonkave Scheibe aus stärker lichtbrechender Substanz eine Lichtverteilung hervorrufen wie eine Luftblase. Dieser Fall liegt vor in den Blutscheibchen der Säugetiere. Diese wirken, von der Fläche betrachtet, wie Konkavlinsen mit einem Brennpunkt in der Tiefe. Sie zeigen daher bei tiefer Einstellung (Fig. 25, *T*) in der Mitte ein Maximum der Helligkeit. Aus diesem Verhalten könnte man zu einem ganz falschen Schlusse über die Form kommen. Man muß diese zuerst kennen, um die Erscheinungen der Lichtverteilung richtig beurteilen zu können.

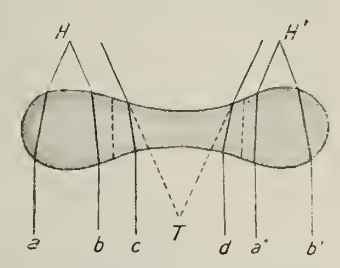


Fig. 25. Schema des Strahlenganges durch ein rotes Säugetierblutscheibchen. *HH'* hohe Einstellung; *T* tiefe Einstellung (S).

Undurchsichtige Körper erscheinen im durchfallenden Lichte, wenn sie nicht spiegelnde Oberflächen haben, schwarz, d. h. sie absorbieren alles Licht. Schwarz können aber auch kleinste Luftbläschen oder andere durchsichtige Körper im durchfallenden Lichte erscheinen, wenn sie gegenüber ihrer Umgebung ein sehr geringes Lichtbrechungsvermögen besitzen.

Da gibt uns die Untersuchung im auffallenden Lichte das Mittel an die Hand, die Unterscheidung zu treffen: undurchsichtige Körper erscheinen auch im auffallenden Lichte schwarz, während kleine Gasbläschen dann durch Reflexion des Lichtes weiß erscheinen.

Die Untersuchung in auffallendem Lichte, wozu sich im allgemeinen nur schwache Objektive wegen des größeren Arbeitsabstandes eignen, ist aber auch geeignet, zu entscheiden, welche Farbe solche undurchsichtige Körper besitzen. Im durchfallenden Lichte erscheinen alle undurchsichtigen Körper ohne Rücksicht auf ihre Farbe schwarz. Mischt man z. B. Kreide und Zinnober, so kann man beide im durchfallenden Lichte unter dem Mikroskope nicht unterscheiden, alle Körner erscheinen schwarz. Läßt man aber Licht von oben auf das Präparat fallen, indem man das durchfallende Licht abblendet, dann nimmt man deutlich die rote und weiße Farbe wahr.

Ein ganz besonderer Fall ist der, wenn es sich um undurchsichtige Körper mit spiegelnder Oberfläche handelt. Als Beispiel dient uns ein Quecksilberkügelchen; dieses erscheint nun nicht, wie man erwarten würde, als schwarze Scheibe, sondern zeigt merkwürdigerweise eine helle Mitte, die allerdings viel kleiner ist als bei einer gleich großen Luftblase, und einen dunklen Rand. An etwas größeren Tropfen kann man sich leicht überzeugen, daß erstere nichts anderes ist als das Spiegelbild der Frontlinse des Objektivs. Da die spiegelnde Oberfläche konvex ist, erscheint das Bild verkleinert. Bei sehr kleinen, an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Kügelchen ist es oft schwer, zu entscheiden, ob es sich um die Erscheinung eines Brennpunktes oder um eine Spiegelung handelt. Solche Zweifel tauchen bei Betrachtung mancher Pigmentkörner auf.

Durchsichtige oder Lackfarben erscheinen im durchfallenden Lichte unter dem Mikroskope ebenfalls farbig, und zwar am lebhaftesten, wenn sie sich im Lichtbrechungsvermögen wenig oder nicht von der Umgebung unterscheiden.

Natürliche histologische Objekte, welche durchsichtig gefärbt sind, z. B. Pigmentzellen, sind nicht allzu häufig. Sie bilden einen für die Beobachtung sehr günstigen Fall, da man sie in stark aufgehellten Präparaten, in denen sonst jede Struktur ausgelöscht ist, scharf und deutlich bis in die feinste Verzweigung sehen kann. In Fig. 26 ist ein dünnes Bindegewebshäutchen vom Triton (Peritoneum parietale), das aus durchflochtenen Bindegewebsbündeln und einem Endothelüberzug besteht, nach Einschluß in Lack dargestellt. Man sieht nur die braungefärbten, reich verästelten Pigmentzellen.

Auch diese Erfahrung ist von großer Bedeutung für die histologische Technik geworden.

Wenn es gelänge, in den oben angeführten Fällen, wo histologische Objekte wegen zu geringer Brechungsunterschiede ihrer Elemente unter dem Mikroskope fast homogen, strukturlos, erscheinen, künstlich mit durchsichtigen Farben zu imprägnieren, dann wäre die von der Natur gegebene Schwierigkeit behoben, die Strukturen müßten sichtbar werden.

Man hat nun in der Tat gelernt, histologische Objekte künstlich zu färben und sie dadurch deutlich hervortreten zu machen. Diese Technik spielt heute eine Hauptrolle, wie in der Einleitung bemerkt wurde.



Fig. 26. Ein Stück des flach ausgebreiteten und aufgehellten Peritoneum parietale vom Triton. Es ist nichts sichtbar, als die Pigmentzellen. Bei *a* eine mehr kontrahierte. bei *b* eine expandierte; *K* Kern. V. 70

Man hat gelernt, mit Karmin und anderen, pflanzlichen Farben, dann ganz besonders mit den Teerfarben, aber auch mit verschiedenen Metallimprägnationen Struktureinzelheiten sichtbar zu machen, die man sonst schwer oder gar nicht wahrnehmen kann. Eine besondere Bedeutung hat die künstliche Färbung zur Sichtbarmachung von Mikroorganismen gewonnen.

Heute ist unser Bestreben, die Färbung zu einer möglichst spezifischen, isolierenden zu machen, d. h. Färbungen zu finden, welche nur ganz bestimmte Gewebeelemente oder Zellprodukte färben, alles andere ungefärbt lassen. Werden dann solche Präparate stark aufgehellt und in starkem Licht untersucht, dann treten die gefärbten Teile am schärfsten hervor.

Auf diese Weise hat z. B. Flemming das chromatische Gerüst der Zellkerne und die Kernteilungsfiguren, welche sich mit Safranin (einem roten Teerfarbstoffe) stark

färben, während die übrigen Gewebe durch Behandlung mit sauerem Alkohol fast ganz entfärbt werden, deutlich hervortreten lassen.

Färbt man z. B. ein gespanntes und in starkem Alkohol fixiertes Bindegewebshäutchen der Maus oder Ratte mit sauerem Toluidinblau (nach Lundvall) und zieht dann die Farbe mit Alkohol aus, so bleibt nichts gefärbt als gewisse körnige Zellen, welche lebhaft blau auf dem vollkommen farblosen Grunde hervortreten (Fig. 124, *5*).

Hingegen ist bei Untersuchung frischer, ungefärbter Objekte jede stärkere Beleuchtung zu vermeiden, weil nur bei gut abgetönter Beleuchtung die zarten Umrisse hervortreten oder wahrgenommen werden können.

Das Auflösungsvermögen des Mikroskopes. Wesen und Grenzen des Abbildungsvorganges.

Schon seit langer Zeit hat man bei der Leistung der Mikroskope zwei verschiedene Eigenschaften unterschieden, welche nichts miteinander zu tun haben, aber gleich wichtig sind für die Leistung: das Definitions-, Begrenzungs- oder Zeichnungsvermögen und das Unterscheidungs- oder Auflösungsvermögen, welches wohl auch als Penetrationsvermögen bezeichnet wurde, obwohl darunter mehr die Fähigkeit der Tiefenwahrnehmung verstanden werden sollte. Ersteres ist die Fähigkeit eines Objektivs, scharf begrenzte, klare Bilder zu geben; sie hängt selbstverständlich ab von der richtigen Korrektion des Objektivs in bezug auf die sphärische und chromatische Aberration.

Das Auflösungsvermögen hingegen ist die Fähigkeit, möglichst feine Struktureinzelheiten sichtbar zu machen, feinste Details noch »aufzulösen«.

Es ist eine alte Erfahrung, daß gut definierte, vollkommen aberrationsfreie Objektive kein großes Auflösungsvermögen besitzen können und umgekehrt, schlecht korrigierte Objektive feinste Einzelheiten wahrzunehmen erlauben, sofern sie nur einen großen Öffnungswinkel haben.

Das Auflösungsvermögen eines Objektivs hängt nur von seinem Öffnungswinkel ab. Je größer dieser ist, d. h. je kürzer die Brennweite, desto schwieriger ist aber die Korrektion.

Als Objekte, um diese wichtige Eigenschaft der Objektive zu erproben, verwendet man seit langem natürliche, feine Strukturen, wie sie die Schuppen von Schmetterlingsflügeln oder die Kieselpanzer (Frusteln) gewisser Diatomazeen (einzellige Kieselalgen) besitzen.

Man verwendet auch künstliche, sog. Testobjekte. Besonders berühmt sind ungemein feine Teilungen, auf Glas mit dem Diamanten eingeritzt, welche Nobert (zu Barth in Pommern) gemacht hat; doch ist seine Kunst mit ihm verloren gegangen. Die Teilung, die z. B. Ranvier von einer solchen Probeplatte beschreibt, begann mit einem Streifenabstand von $^{1}/_{1000}'''$ und ging herab bis auf $^{1}/_{10000}'''$ (auf μ reduziert entspricht dies 2,1949—0,21949 μ).

Wir wollen hier zwei natürliche Probeobjekte etwas näher ins Auge fassen, nämlich die Schuppen eines gemeinen Wiesenschmetterlings, der Juli—August leicht zu fangen ist, Epinephele (Hipparchia) Janira, das gelbe Sandauge. Besonders eignen sich die heller gefärbten Schuppen des Weibchens, welches größer ist und ein größeres ockergelbes bis rotes Feld hat, in dem der Augenfleck sitzt.

Diese Schuppen besitzen eine Form, wie sie in Fig. 27 (Taf. I) abgebildet ist und zeigen grobe Längs- und feinere Querstreifen dazwischen. Die Entfernung der ersteren beträgt etwa 2 μ, die der letzteren nur 1—0,83 μ. Letztere sind jedoch nicht einfache Leistchen, sondern gegen die Schuppenspitze leicht konvexe Reihen viereckiger, an den Ecken abgerundeter Körperchen, wie man mit starken Objektiven sehen kann.

Bei hoher Einstellung sieht man auch, daß die Querleistchen über die Längsleistchen hinwegziehen; erstere sind bei hoher, letztere bei tiefer Einstellung am deutlichsten sichtbar. Das sind verhältnismäßig grobe Strukturen, die bei einer 200—300fachen Vergrößerung aufgelöst werden.

Viel feinere zeigen die Kieselschalen der Diatomeen. Diese mikroskopisch kleinen Algen finden sich teils im Süß-, in besonderem Formenreichtum aber im Meerwasser. Man gewinnt sie durch Kochen mit Salpetersäure.

Die Schalen von Pleurosigma angulatum, einer Meeralge, zeigen die in Fig. 29, Taf. I abgebildete, leicht S-förmig gekrümmte Gestalt. Über die Mitte läuft eine ziemlich derbe Rippe, die wieder in der Mitte eine Öse besitzt, und die seitlichen Partien sind von einer sehr zierlichen Struktur erfüllt, die im wesentlichen aus kleinsten Höckerchen besteht, die in geraden Reihen angeordnet sind, welche sich unter Winkeln von 120° schneiden; eine Reihe steht senkrecht auf der Mittelrippe, die anderen zwei durchschneiden diese und sich gegenseitig unter Winkeln von 120°, bzw. von 60°. Diese Streifen besitzen einen Abstand von 0,5—0,4 μ. Das ist schon eine sehr feine Struktur, die nur mittels starker Vergrößerungen aufgelöst werden kann.

Es gibt noch zahlreiche Diatomeen mit viel feineren Strukturen, deren Höckerreihen nur mehr 0,25 μ (Amphipleura pellucida) entfernt sind.

Untersucht man diese Objekte nun mit verschiedenen Objektiven, so überzeugt man sich bald, daß die Strukturen nur bei ganz bestimmten Öffnungswinkeln aufgelöst werden.

Bei den Schuppen von Epinephele nimmt man beide Streifensysteme mit einem Objektiv VIIa von Reichert, das einen Öffnungswinkel von 110° (num. Apertur 0,85 [1])) besitzt, deutlich wahr. Mit dem Objektiv IVb ($a = 0{,}35$, Öffnungswinkel 40°) kann man noch die groben Längsstreifen wahrnehmen, dagegen nichts von den Querleistchen. Verengt man den Öffnungswinkel im letzteren Falle durch eine an der Rückseite des Objektivs eingelegte enge Blendung auf etwa 25°, so sieht man wohl noch deutlich die Form und Umrisse der Schuppe, sie erscheint aber leer, strukturlos. Legt man die Blendung in das Objektiv VIIa ein, so verschwinden die früher wahrnehmbaren engen Querstreifen, während die Längsstreifen sichtbar bleiben. Die Struktur von Pleurosigma wird einigermaßen deutlich erst mit dem Objektiv VIIIa, das einen Öffnungswinkel von 120° ($a = 0{,}90$) hat, aufgelöst.

Bemerkenswert ist, daß beide Objekte, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, stark bräunlich erscheinen, obwohl die Frusteln von Pleurosigma farblos sind. Dies hängt damit zusammen, daß ein schwaches Objektiv die Struktur nicht aufzulösen vermag, und alle feinen, nicht aufgelösten Strukturen erscheinen bräunlich. So z. B. erscheinen feinkörnige Zellen (frische Nierenepithelien, Speicheldrüsenzellen), aber auch Fibrillenbündel von Sehnen bei schwacher Vergrößerung bräunlich. Diese Färbung verschwindet in dem Augenblicke, wo man genügend starke Objektive verwendet.

Wir sehen also an diesen Beispielen, daß das Auflösungsvermögen des Mikroskopes in einem unmittelbaren Zusammenhang mit der Größe des Öffnungswinkel steht. Die theoretische Erklärung dafür ist erst von Abbe gegeben worden, unter gleichzeitiger Herbeiziehung von experimentellen Beweisen für seine theoretischen Ausführungen.

Der Abbildungsvorgang im Mikroskop hängt wesentlich mit der beugenden Wirkung zusammen, welche das Objekt, in diesen Fällen feine, regelmäßige Strukturen, auf das vom Spiegel kommende Licht ausübt. Wie schon erwähnt, ist ja das Objekt nicht selbst leuchtend, sondern ist nach Art eines Gitters in den Gang der Lichtstrahlen eingeschaltet. Damit ist die Bedingung für die Entstehung von Beugungsspektren gegeben.

1) Die Angaben in den Katalogen schwanken zwischen 0,82—0,88.



Fig. 27.
Schuppe von Epinephele.

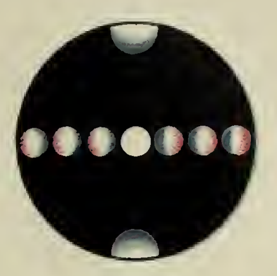


Fig. 28.
Zugehöriges Beugungsbild mit Objektiv VIIa (Reichert).

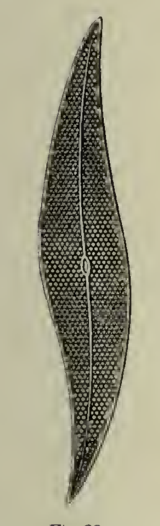


Fig. 29.
Pleurosigma angulatum.



Fig. 30.
Zugehöriges Beugungsbild mit Objektiv VIII (Reichert).

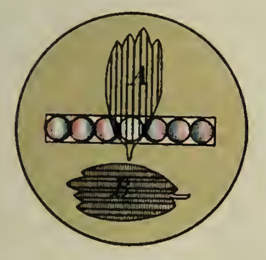


Fig. 31. Auslöschung der feinen Streifen in Schuppe A durch Abblendung ihrer Spectren.

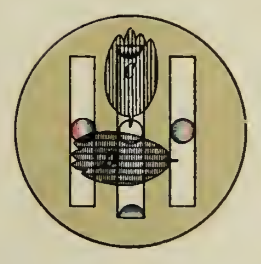


Fig. 32. Verdopplung der groben Streifen in Schuppe C durch Verdopplung des Abstandes ihrer Spectren.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H F Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

Für die Erklärung der Abbildung feiner Strukturen im Mikroskop reichen die vereinfachten Ableitungen der geometrischen Optik, welche geradlinig sich fortpflanzende Lichtstrahlen annimmt, nicht mehr aus. Wir müssen auf eine physikalische Lichttheorie zurückgreifen. Nach der Wellenlehre oder Undulationstheorie sind die Lichtstrahlen, von welchen wir bisher bei der Konstruktion der Abbildung durch Linsen gesprochen haben, in Wirklichkeit nicht vorhanden. Das Licht breitet sich wellenförmig aus, wobei Schwingungen senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung stattfinden. Diese Fortpflanzungsrichtung geben die Lichtstrahlen an.

Jeder Punkt in einer solchen Richtung kann als neues Erregungszentrum für eine Lichtwelle aufgefaßt werden. So können Wellen, die von einem Punkte ausgehen, in ihrem weiteren Verlaufe zusammentreffen und sich verstärken oder schwächen, je nach der Schwingungsphase, in der sie sich befinden. Beträgt ihr Gangunterschied eine halbe Wellenlänge oder ein ungerades Vielfaches davon, so heben sie sich auf, es entsteht Dunkel, ein Minimum. Differieren sie um eine ganze Wellenlänge oder ein gerades Vielfaches davon, so verstärken sie sich, es entsteht ein Maximum.

Denken wir uns einen feinen Spalt ab (Fig. 33), der stark beleuchtet wird, und stellen wir in großer Entfernung davon einen Schirm auf, so daß die den Spalt passierenden Strahlen als parallel betrachtet werden können, so gehen die Strahlen aa', cc' und bb' geradlinig fort und erzeugen bei Ma, da sie keinen Gangunterschied haben und sich gegenseitig verstärken, einen maximal hellen Streifen als Bild des Spaltes.

Fig. 33.

Jeder Punkt des Spaltes ist aber Ausgangspunkt von Lichtstrahlen nach allen Richtungen. So werden auch Strahlen in der Richtung nach N sich fortpflanzen. Diese besitzen aber eine Gangdifferenz, indem der Strahl aa^2 um die Strecke ae länger ist als cc^2 und dieser um dieselbe Strecke länger als bb^2. Beträgt ae eine halbe Wellenlänge, so müssen sich die Strahlen gegenseitig auslöschen, und es wird bei N ein dunkler Streifen entstehen.

Zwischen den dunklen Streifen muß Helligkeit auftreten, die aber geringer ist wie bei Ma, da sich stets ein Teil der Strahlen durch Interferenz vernichtet. Je schiefer die Strahlen verlaufen, desto mehr Gelegenheit zur gegenseitigen Vernichtung wird gegeben, und daher nimmt die Helligkeit der Streifen mit der Entfernung vom Spalte immer mehr ab. Die hellen Streifen erscheinen, wenn gemischtes Licht auf den Spalt fällt, farbig, indem dieses zerlegt wird, und zwar liegen die stärker brechbaren Farben violett und blau dem Spalte zugekehrt, das schwach brechbare Rot am entferntesten von ihm. Man bezeichnet diese farbigen Streifen als Beugungsspektren.

Die Erklärung für das Zustandekommen dieser Beugungsbilder wurde schon im Beginne des 19. Jahrhunderts von Fraunhofer, Schwerdt u. a. gegeben. Hier soll nur ganz allgemein der Zusammenhang zwischen der Entfernung der Beugungsbilder und der Distanz der Streifen, wie ihn Fraunhofer festgestellt hat, erörtert werden.

Fraunhofer hat nämlich zuerst an Stelle eines einzelnen Spaltes enge Gitter verwendet, um die Wellenlänge verschiedener einfacher Lichtarten zu bestimmen. Er hat ein Fernrohr auf die schlitzförmige Lichtquelle eingestellt und zwischen beide das beugende Gitter aufgestellt.

Das direkte, für alle Farben geltende Bild der Lichtquelle, welches die ungebrochen

durch den Schlitz gelangenden Strahlen erzeugen, bezeichnet er als absolutes Maximum, die seitlich davon folgenden hellen Streifen als sekundäres, tertiäres, usw. Maximum. Für den Winkelabstand des sekundären Maximums vom absoluten hat Fraunhofer die Formel $\sin u = \frac{\lambda}{d}$ gefunden, in welcher d die Distanz der Streifen des Gitters und λ die Wellenlänge des untersuchten Lichtes bedeutet.

Es ist das Verdienst Abbes, diese Erfahrungen für die Erklärung des Abbildungsvorganges im Mikroskop angewendet zu haben.

Man kann sich nun direkt überzeugen, daß auch im Mikroskop bei Untersuchung feiner Strukturen solche Beugungsbilder entstehen, wenn man mit sehr enger Blende beleuchtet, dann das Okular herauszieht und möglichst in der Richtung der optischen Achse (am besten mittels einer statt des Okulars aufgesetzten Blende mit stichförmiger Öffnung) in den Tubus blickt.

Hat man z. B. eine Schuppe von Epinephele mit dem Objektiv VIIa eingestellt, so sieht man im Beugungsbild (Taf. I, Fig. 28) in der Mitte einen weißen, kreisrunden Fleck; dieser ist nichts anderes als das sog. absolute Maximum von Fraunhofer, das direkte Bild des Spiegels, bzw. der Blendungsöffnung. Rechts und links davon (wenn die Schuppe so gestellt ist, daß die groben Streifen von vorn nach hinten gehen, wie in Fig. 27) sieht man eine Reihe von Beugungsspektren, die alle Farben des Spektrums zeigen, und zwar so, daß die stärker brechbaren violetten dem absoluten Maximum zugewendet sind, die schwächer brechbaren roten am weitesten nach außen davon zu liegen kommen. Es sind drei solche Spektren auf jeder Seite zu sehen, sie rühren von den groben Streifen her. Normal dazu sieht man, entsprechend den engen Streifen, das violett-blaue Ende eines Spektrums in das Gesichtsfeld ragen.

Wie dies Beispiel lehrt und theoretisch schon lange nachgewiesen wurde, hängt die Entfernung und Zahl dieser Beugungsbilder direkt ab von der Distanz der Streifen, und zwar ist die Zahl der Beugungsbilder um so größer, ihre Distanz um so geringer, je gröber die Streifen sind. Die Zahl steht also im geraden, die Distanz im umgekehrten Verhältnis zur Entfernung der Streifen. Damit wird auch ohne weiteres verständlich, daß sehr feine Strukturen, deren Beugungsbilder sehr weit auseinander liegen, mit Objektiven von großem Öffnungswinkel betrachtet werden müssen, wenn man die Beugungsbilder noch ins Gesichtsfeld bekommen will.

Betrachten wir nun das Beugungsbild von Pleurosigma angulatum (Taf. I, Fig. 30), so sehen wir (mit Obj. VIIIa von Reichert) das violett-blaue Ende von 6 Spektren in das Gesichtsfeld ragen, genau in Winkeln von 60° angeordnet. Je zwei gegenüberliegende entsprechen einem der drei senkrecht dazu verlaufenden Streifensysteme.

Es läßt sich nun leicht empirisch zeigen, daß eine feine Struktur nur dann im Mikroskope wahrgenommen wird, wenn die Beugungsbilder noch in die Öffnung des Objektivs hineinfallen, von ihr aufgenommen werden. Legt man z. B. über die Hinterfläche des Objektivs VIIIa, mit dem man die Streifen von Pleurosigma eben noch sieht, eine Blendung, welche die Beugungsbilder verdeckt, so sieht man nichts mehr von der Struktur.

In ähnlicher Weise kann man, wie schon bemerkt wurde, an den Schuppen von Epinephele die feinen Streifen verschwinden lassen, wenn man durch eine in das Objektiv VIIa eingelegte schlitzförmige Blendung die Beugungsbilder der engen Streifen abblendet (Taf. I, Fig. 31). Ist zufällig eine zu dieser Schuppe quer gestellte im Gesichtsfeld (*B*), so wird diese auch die engen Querstreifen zeigen, da ihre Beugungsbilder durch den Schlitz noch in den Tubus gelangen.

Die Auslöschung der engen Streifen kann man auch durch einfache Verengung des Öffnungswinkels mittels enger Kreisblende erzielen; die groben Streifen gelangen trotzdem zur Abbildung, da ihr erstes Beugungsbild wenigstens noch in die Öffnung fällt. Verengere ich die Blendung so sehr, daß auch vom ersten Beugungsbild der

groben Streifen nichts mehr in den Tubus gelangt, dann erscheint die Schuppe strukturlos.

Ändere ich die Versuchsanordnung in der Weise, daß ich eine Blendung mit drei Schlitzen (Taf. I, Fig. 32) so einlege, daß der mittlere Schlitz das absolute Maximum durchläßt, die zwei seitlichen je das zweite Beugungsspektrum, das erste und dritte aber herausgefangen werden, so wird die Distanz des ersten in den Tubus aufgenommenen Beugungsbildes vom absoluten Maximum verdoppelt; dementsprechend erscheint die Distanz der groben Streifen um die Hälfte verringert, mit anderen Worten, diese Streifen erscheinen verdoppelt (*C*). Eine daneben liegende, senkrecht zur ersten gerichtete Schuppe (*D*), bei der alle Beugungsbilder aufgenommen werden, zeigt nur die halbe Anzahl, d. h. die normalen, groben Streifen.

Man kann also auf solche Weise das mikroskopische Bild fälschen. Alles dies zeigt aber wieder, daß die Abbildung der feineren Strukturen abhängt, bedingt ist von dem Zustandekommen der Beugungsbilder in der hinteren Fokalebene des Objektivs. Diese Beugungsbilder stehen also nicht nur theoretisch, was Abbe bewiesen hat, hier aber nicht ausgeführt werden kann, sondern auch empirisch mit dem Zustandekommen des mikroskopischen Bildes in Zusammenhang.

Bei regellosen Strukturen kommen allerdings solche Beugungsbilder mit scharf begrenzten Minimis gar nicht mehr zustande, und man hat deshalb die Richtigkeit von Abbes Theorie der sekundären Abbildung bezweifelt; sie wird aber durch die Versuche gestützt.

An Stelle der hier besprochenen natürlichen Objekte kann man auch mit Vorteil den Diffraktionsapparat von Abbe benutzen, um sich vom Zusammenhang zwischen beugender Wirkung des Objektes und Entstehung der mikroskopischen Bilder zu überzeugen. Er besteht aus der Diffraktionsplatte, einem Objektträger, welcher verschiedene feine, in Silber eingeritzte Gitter enthält und dem Diffraktionstrichter, welcher zwischen Tubus und Objektiv angeschraubt wird und einen drehbaren Schieber zur Aufnahme verschiedener Blenden enthält[1]). Legt man z. B. ein Parallelgitter ein, das in der hinteren Hälfte doppelt so viele Streifen hat, als in der vorderen, so zeigen sich die Beugungsbilder des weiten Gitters bis zur Berührung genähert, die des engen auf die Hälfte ihrer Anzahl vermindert und dementsprechend weiter voneinander entfernt. Blendet man nun mit der Dreischlitzblende das erste Beugungsbild des groben Gitters ab, so verdoppelt sich die Zahl seiner Streifen, und diese erscheinen als Fortsetzungen der Streifen des feinen Gitters.

Die Versuche mit diesen natürlichen und künstlichen Objekten haben uns gelehrt 1. daß wenigstens vom ersten Beugungsbild (sekundären Maximum) ein Teil in unser Auge gelangen, d. h. vom Objektiv aufgenommen werden muß, wenn eine Struktur, wenn auch nur andeutungsweise, wahrgenommen werden soll; 2. daß die Struktur um so deutlicher erscheint, je mehr von ihrem Beugungsbild in unser Auge gelangt und 3. daß die Beugungsbilder um so weiter auseinander liegen, je feiner die beugende Struktur ist.

Umgekehrt werden die Beugungsbilder bei gröberen Strukturen so enge aneinander rücken, daß sie sich vielfach decken und zu weiß vereinigen, so daß eben kein Beugungsbild mehr wahrgenommen werden kann. Solche gröbere Objekte werden allein als bilderzeugende Ursache genügen, während es bei feinen die vom Objekt erzeugten Beugungsbilder sind. Die von diesen in der hinteren Fokalebene (Austrittspupille) des Objektivs ausgehenden Wellenbewegungen werden in der konjugierten Bildfläche zwischen Kollektiv- und Augenlinse zum Bild vereinigt; dieses entsteht also im wesentlichen aus einer Summe von Interferenzeffekten.

---

1) Eine sehr empfehlenswerte Anleitung zum Gebrauche dieses Apparates für die Einführung in Abbes Theorie der mikroskopischen Bilderzeugung haben Ambronn und Siedentopf im Heft 2 der »Übungen zur wissenschaftlichen Mikroskopie« (Leipzig, S. Hirzel, 1913) gegeben.

Man kann sich nun durch eine einfache Konstruktion (Fig. 34) die Beziehung des Öffnungswinkels zu den Beugungsbildern klar machen: ab sei die Distanz der beugenden Streifen (d), aa' und bb' zwei abgebeugte Büschel; damit ein sekundäres Maximum zustande kommen kann, muß der Gangunterschied der beiden Strahlen, ac, gleich λ sein. Dann ist $\lambda = \sin \alpha \times d$; α ist aber gleich dem halben Öffnungswinkel, u, wenn wir uns vorstellen, daß das erste Beugungsbild noch aufgenommen wird; das muß aber nach der praktischen Erfahrung der Fall sein, wenn die Struktur noch abgebildet werden soll.

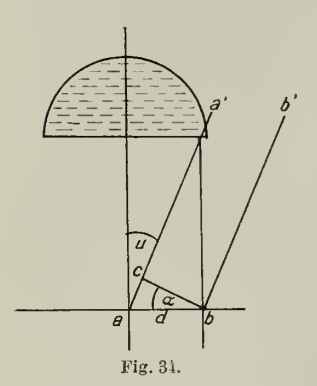


Fig. 34.

Aus der obigen Gleichung kann ich leicht die Distanz der Streifen berechnen: $d = \frac{\lambda}{\sin u}$. Nehme ich die mittlere Wellenlänge für gemischtes Licht mit 0,55 μ an, so wird d, die Unterscheidungsgrenze für solche regelmäßige feine Strukturen für weißes Licht, nicht über 0,55 μ hinausgehen können, da $\sin u$ nie größer als 1 werden kann.

Eine Möglichkeit, über diese Grenze hinauszukommen, ist aber die schiefe Beleuchtung. Durch sie kann ich das absolute Maximum an den Rand der Objektivlinse rücken und damit ein erstes Beugungsbild (Fig. 35, $a'd'$) noch in das Gesichtsfeld bringen, das bei zentraler Beleuchtung (ad) nicht mehr hineingefallen wäre. Damit wird dann aber auch die entsprechende Struktur sichtbar. Diese Wirkung der schiefen Spiegelstellung war praktisch schon lange vor der theoretischen Erklärung bekannt.

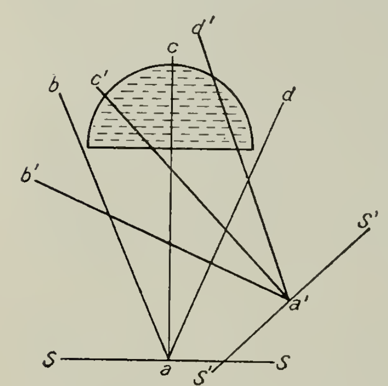


Fig. 35. Schema zur Erläuterung der Wirkung der schiefen Spiegelstellung.

Kann ich nun diese schiefe Spiegelstellung rings um das ganze Objekt herumführen, so steigere ich damit gleichsam die Auflösungsfähigkeit meines Objektivs. Diesen Vorteil bietet der Abbesche Beleuchtungsapparat, welcher mir gestattet, die schief gestellte Blende unter dem Kondensor rings herumzuführen.

Man kann auf solche Weise die Unterscheidbarkeit mit besten Luftlinsen noch etwa auf die Hälfte $\left(d = \frac{\lambda}{2 \sin u}\right)$, also 0,275 μ herabdrücken.

Viel ausgiebiger kann dies noch geschehen, wenn man den Strahlenverlust beim Austritt aus dem Deckglase in Luft vermeidet durch Anwendung der Immersion. Für diesen Fall habe ich die obige Formel $d = \frac{\lambda}{\sin u}$ dahin zu korrigieren, daß ich an Stelle von $\sin u$, das ist der numerischen Apertur einer Luftlinse, $n \times \sin u$, die einer Immersionslinse setze. Für die homogenen Immersionen beträgt der Brechungsquotient des verwendeten Zedernholz-Rizinusöl-Gemisches, welches in Brechung und Farbenzerstreuung dem Glase möglichst gleich kommt, 1,51. Setze ich diesen Wert in die obige Formel ein, so kann ich die Unterscheidbarkeit noch auf 0,36, bei schiefer Beleuchtung auf etwa 0,17 μ herunterdrücken.

Unter diese Grenze kann ich für unsere gewöhnlichen Mikroskope auf keine Weise mehr mit der Unterscheidbarkeit heruntergehen; diese Grenze ist durch die Natur des Lichtes, beziehungsweise unseres Auges gegeben.

Es hat aber nicht an Versuchen gefehlt, diese Grenze in einzelnen, für die allgemeine Praxis nicht in Betracht kommenden Fällen, zu überschreiten.

Versuche, die Unterscheidbarkeit mit dem Mikroskope zu steigern. Ultramikroskopie. Dunkelfeldbeleuchtung.

Wenn die Grenze der Auflösungsfähigkeit durch die Formel $d = \frac{\lambda}{n \times \sin\frac{\omega}{2}}$ gegeben ist, so kann der Wert von d auf verschiedene Weise herabgedrückt werden. Einmal durch Vergrößerung des Nenners. Diese kann sich nur auf n beziehen, da $\sin\frac{\omega}{2}$ nie über 1 gehen kann, über einen Öffnungswinkel von 180°. Man hat versucht, sehr stark lichtbrechende Flüssigkeiten als Immersionsflüssigkeit zu verwenden, z. B. Monobromnaphthalin, das einen Brechungsindex von 1,66 hat. Das ist schon wegen seiner Flüchtigkeit sehr unbequem zu handhaben und bedingt auch eigene Linsen aus besonders stark lichtbrechendem Material.

Andererseits kann man den Zähler λ verkleinern, wenn man in möglichst kurzwelligem Lichte untersucht. λ ist verschieden für die verschiedenen Farben des Spektrums: für die Linie a 0,76 μ, für d 0,59, für k 0,39. Noch weiter sinkt die Wellenlänge im ultravioletten Teile. So hat z. B. die helle Linie, welche das Cadmium gibt, nur mehr eine Wellenlänge von 0,275 μ.

Köhler hat nun in neuerer Zeit versucht, die Unterscheidbarkeit auf diesem Wege zu steigern; dies bietet eine Reihe bedeutender Schwierigkeiten. Erstens kann man kein Glas zur Beobachtung verwenden, da dieses das ultraviolette Licht absorbiert, nicht durchläßt. Man muß daher das Objektiv und Okular aus anderen Substanzen herstellen — Köhler hat geschmolzenen Bergkristall und Flußspat benutzt — und auch Objektträger aus Bergkristall verwenden. Auch kann man nicht Öl als Immersionsflüssigkeit verwenden, da auch dieses die Strahlen absorbiert.

Weiter kann aber das von einem solchen Objektive entworfene Bild direkt gar nicht wahrgenommen werden, da die Retina Licht von dieser Wellenlänge nicht mehr perzipiert. Man muß einen Fluoreszenzschirm anwenden, um das Bild zu sehen.

Alle diese Schwierigkeiten sind der Grund, daß der Verwendung ultravioletten Lichtes in der Mikroskopie praktisch keine Bedeutung zukommt. Immerhin hat Köhler diese Schwierigkeiten überwunden und auf photographischem Wege Strukturen sichtbar gemacht, die auf direktem Wege nicht mehr aufzulösen sind.

Wir können also mit den besten modernen Mikroskopen die Unterscheidbarkeitsgrenze nicht unter die Zehntel von μ herabdrücken; diese Grenze ist durch die Wellenlänge des Lichtes und die Einrichtung des menschlichen Auges gegeben. Daher ist es auch eine müßige Frage, ob wir daran denken können, einmal die Moleküle und Atome zu sehen, da die Größe der Moleküle drei Dezimalstellen unter dem Zehntel-μ liegt.

Auch bezüglich vereinzelter, kleinster Körperchen gilt dasselbe, denn sie können nicht anders abgebildet werden als Strukturen. Sinkt die Größe unter die kritische Grenze, dann kann man weder die Form unterscheiden, noch die Körperchen messen; sie erscheinen stets wie Kügelchen, mögen sie welche Form immer besitzen, und versucht man sie zu messen, so kommt man auf die kritische Zahl von 0,2—0,3 μ.

Eine andere Frage ist es, ob man in der Wahrnehmbarkeit kleinster Teilchen unter diese Grenze gelangen kann. Das ist in der Tat Siedentopf und R. Zsigmondy mittels ihres sog. Ultramikroskops gelungen. Dies wurde konstruiert, um kolloidale Metall-, hauptsächlich Goldlösungen zu untersuchen und zu entscheiden, ob Rubingläser, die mittels solcher Lösungen hergestellt werden, das Gold in gelöstem oder feinst verteiltem Zustande enthalten.

Die Autoren gingen bei ihrer Konstruktion von der Erfahrung über die Wahrnehmbarkeit der Sonnenstäubchen aus. Es wird nicht in durchfallendem Lichte beobachtet, sondern Licht von sehr großer Intensität wird horizontal mittels einer Kollektivlinse und eines feinen Spaltes durch eine nur wenige μ dicke Schicht des Objektes geschickt. Handelt es sich um eine absolut reine Flüssigkeit oder homogenes Glas, so wird das Gesichtsfeld dunkel erscheinen; enthält die Flüssigkeit oder das Glas kleinste körperliche Teile, so werden sie durch Beugung Licht ablenken und dieses abgebeugte Licht kann in den Tubus gelangen (Fig. 36). Man wird also hier nicht die Teile als solche, sondern nur das durch sie abgebeugte Licht, Lichtpunkte, ohne mikroskopisch wahrnehmbare Struktur, sehen. Daher kann man auch weder die Form der Teilchen beurteilen, noch ihre Größe bestimmen.

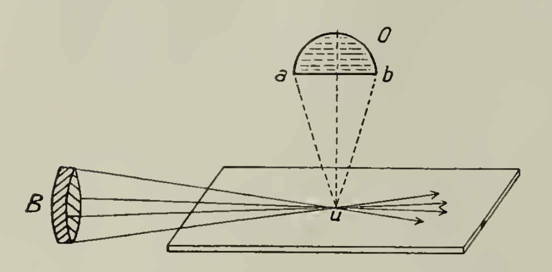


Fig. 36. Prinzip der Sichtbarmachung ultramikroskopischer Teilchen. *B* beleuchtendes Linsensystem; *O* Objektiv; *aub* ein durch das ultramikroskopische Teilchen *u* senkrecht zum Objektträger abgebeugtes Strahlenbüschel.

Wohl aber haben die Autoren diese Größe durch Rechnung zu ermitteln gesucht, indem sie einerseits die Menge Goldes, die in einem gemessenen Gewichtsteil der Lösung oder des Glases enthalten ist, andererseits die Entfernung der Beugungsbildchen bestimmten. Aus diesen Daten berechneten sie Größen von 0,007—0,004 μ (= 7—4 $\mu\mu$) für die Teilchen, die im dunklen Gesichtsfeld aufleuchten.

Diese Einrichtung hat dazu geführt, daß man der sog. Dunkelfeldbeleuchtung, die schon Sömmering († 1830) bekannt war, größere Aufmerksamkeit zugewendet hat. So war es eine der letzten Konstruktionen des im Jahre 1905 gest. Abbe, welche die Beobachtung im dunklen Gesichtsfelde ermöglichen sollte. Abbe hat an der hintersten Linse eines Objektivs eine zentrale Fläche angeschliffen und geschwärzt, welche eine Winkelausdehnung von 30° besaß. Außerdem wurde über dem Kondensor eine Blendung angebracht, deren Beleuchtungskegel ebenfalls 30° betrug, so daß man ohne Objekt ein dunkles Gesichtsfeld hatte.

Bringt man nun die Objekte ein, so werden durch Beugung Lichtkegel von größerer Öffnung in den durchsichtigen Teil des Objektivs und damit zur Wahrnehmung gelangen.

Später hat dann Leitz die Einrichtung so modifiziert, daß er die Abblendung an der hintersten Linse des Objektivs durch einen kleinen Metallkegel vornahm, der sich an einem zarten Drahtstück befindet und in einer Fassung das untere, die Linsen tragende Stück des Objektivs angeschraubt werden kann. Diese Stempelblende schneidet allen zentralen Bündeln bis zur Öffnung von 38° den Zutritt zum Tubus und Bildraum ab.

Das Objekt wird mittels eines eigenen Kondensors grell beleuchtet; die bilderzeugenden Strahlen, die vom Objekt ausgehen, besitzen größere Öffnungswinkel (bei homogen. Immersion bis 120°), und der scharfe Kontrast zwischen dunklem Gesichtsfeld und grell leuchtendem Bild läßt noch Objekte hervortreten, die bei gewöhnlicher Beleuchtung dem Auge entgehen.

Man hat vielfach diese ultramikroskopischen Einrichtungen, welche auf der verbesserten Sichtbarmachung kleinster Teilchen durch vollkommene Ausnutzung der Dunkelfeldbeleuchtung beruhen, mit einer Steigerung der Auflösungsfähigkeit des Mikroskopes verwechselt.

Die Grenze dieser Auflösungsfähigkeit ist aber, wie gesagt, theoretisch gegeben und auch praktisch erreicht.

Andererseits hat man Einrichtungen für Dunkelfeldbeleuchtung als ultramikroskopische bezeichnet, die es nicht sind.

Reichert hat 1906 einen Spiegelkondensor »zur Sichtbarmachung ultramikroskopischer Teilchen« empfohlen, der mit einer schon 1879 von Stephenson angegebenen Einrichtung übereinstimmt; ein Spiegelkondensor mit großer Apertur, der aus einer eben abgeschliffenen plankonvexen oder kegelstumpfförmigen Linse besteht, deren gekrümmte Seitenfläche versilbert ist, während unten eine Blende alle Strahlen abhält, deren Apertur geringer als 1,05 ist. Der Objektträger von 2 mm Dicke wird durch Immersionsöl mit dem Kondensor verbunden. Am Deckglas findet totale Reflexion statt, und nur vom Objekte abgebeugte Strahlen gelangen in das Objekt.

Dieser Spiegelkondensor hat nach Siedentopf den Fehler der sphärischen Aberration in der Achse und den eines ziemlich hohen Astigmatismus.

Siedentopf hat zur einfachen Dunkelfeldbeleuchtung dann empfohlen, unter den dreiteiligen Kondensor von 1,40 Apertur eine Zentralblende von 24 mm Durchmesser einzulegen, ein starkes Trockensystem zu benutzen, den Objektträger mit Zedernholzöl blasenfrei aufzulegen; das Objekt muß in Flüssigkeit untersucht werden. Als Beleuchtung genügt Auergaslicht, am besten mit einer »Schusterkugel« gesammelt, so daß der Planspiegel ganz von Licht erfüllt ist. Als Objektive können stärkste Trockensysteme (am besten 3 mm Apochromat von Zeiß) verwendet werden.

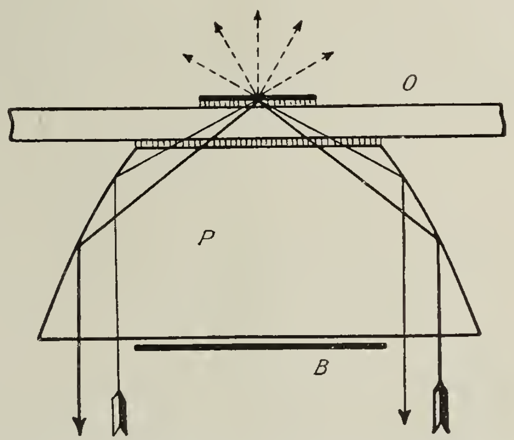


Fig. 37. Gang der Strahlen im Paraboloidkondensor. *B* Blende; *O* Objektträger mit Objekt; *P* Paraboloid durch Flüssigkeit mit dem Objektträger verbunden.

Später hat Siedentopf[1]) den Paraboloidkondensor (abermals) empfohlen (Fig. 37).

Dieser wird an Stelle des gewöhnlichen Kondensors eingeschoben, so daß seine Oberfläche in Tischhöhe liegt. Dann wird der Objektträger (von 1,0—1,5 mm Dicke) durch Zedernöl oder Wasser blasenfrei verbunden. Die Gläser müssen besonders rein geputzt sein. Als Objektiv verwendet man Trockensystem *DD*, als Okulare stärkste Kompensationsokulare, 12 oder 18. Als Lichtquelle verwendet man am besten elektrisches Bogenlicht, das man in einem Abstand von 15 cm mittels einer Schusterkugel sammelt und auf den wieder 15 cm entfernten Spiegel des Mikroskopes wirft. *P* ist der plankonvexe Glaskörper, dessen konvexe Fläche ein genaues Rotationsparaboloid darstellt. Die Zentralblende *B* hält Strahlen von der Apertur unter 1,1 ab. Nur vom Objekt abgebeugte Strahlen gelangen in das Objektiv.

1) Vgl. Heft 1 der »Übungen zur wissenschaftlichen Mikroskopie«, welches sich besonders mit der Dunkelfeldbeleuchtung befaßt.

II. Die Lehre von den einfachen Geweben.

Das Blut.

Das Blut besteht aus einer gerinnungsfähigen Flüssigkeit, dem Blutplasma, in welcher eine große Anzahl kleinster körperlicher Elemente aufgeschwemmt sind. Als solche unterscheiden wir 1. die farblosen Blutkörperchen, 2. die roten Blutkörperchen, 3. die Blutplättchen und 4. die Blutstäubchen.

1. Die farblosen Blutkörperchen, weißen Blutzellen oder Leukozyten und verwandte Zellformen.

Die Leukozyten sind Zellen von sehr ursprünglichem Charakter, an denen eine Reihe der wichtigsten Baueigentümlichkeiten und Lebenseigenschaften der tierischen Zellen überhaupt beobachtet werden können.

Sie finden sich sowohl im Blute der Warmblüter als auch in dem der Kaltblüter und stellen im wesentlichen farblose, kernhaltige Protoplasmamassen dar, welche die Fähigkeit besitzen können, ihre Form sowie ihren Ort aktiv zu verändern, fremde Körper in ihr Inneres aufzunehmen und sich durch Teilung zu vermehren. Diese Eigenschaften teilen sie mit den niedersten Lebewesen.

Sie finden sich aber nicht nur im Blute, sondern an vielen anderen Orten des tierischen Körpers; ja, es gibt wenige, wo man sie nicht, mindestens vereinzelt antrifft. So kommen sie vor besonders in der Lymphe und im Chylus, massenhaft im Knochenmark, in den Lymphknoten, der Milz und der Thymus; weiter in Gewebespalten, ja selbst im Epithel verschiedener Schleimhäute, im Schleim, Speichel, Kolostrum, in der Flüsigkeit seröser Höhlen und im Eiter.

Man hat früher diese Zellen durch eigene Namen voneinander unterschieden als Lymph- und Chyluskörperchen, Markzellen, Wanderzellen, Schleim- und Eiterzellen, Kolostrum- und Speichelkörperchen. Wegen ihren Eigenschaft, Fremdkörper in sich aufnehmen zu können, hat man sie auch Freßzellen, Phagozyten genannt.

Zur Untersuchung dieser Zellen eignen sich besser die Kaltblüter, weil sie bei diesen schon bei gewöhnlicher Temperatur alle ihre Eigenschaften erkennen lassen, während die der Warmblüter eine Untersuchung auf heizbarem Objekttisch verlangen. Im Blute sind die Leukozyten verhältnismäßig spärlich, daher wählt man gewöhnlich die Lymphe vom Frosch, in der sie viel zahlreicher und unvermischt der Untersuchung zugänglich sind.

Man entnimmt einem Frosch aus dem dorsalen Lymphsack mit einem ausgezogenen Glasrohr einen Tropfen Lymphe, überträgt ihn auf die Mitte des gut gereinigten Objektträgers und bedeckt mit eben solchem Deckglas.

Untersucht man sofort — mit nicht zu weiter Blende —, so sieht man kugelige, ziemlich stark lichtbrechende Körper von bläulicher Farbe, die aber nur vom Korrektionszustande des Mikroskopes herrührt. Ihre Substanz erscheint nicht homogen, sondern durch den Wechsel stärker und schwächer lichtbrechender Teile ausgezeichnet.

Vereinzelte dieser Zellen lassen schon jetzt deutlich ziemlich grobe, bei hoher Einstellung stark glänzende Körnchen erkennen.

Die Größe der Leukozyten schwankt in ziemlich weiten Grenzen, zwischen 4 bis 20 μ. Am häufigsten findet man Durchmesser von 12—14 μ.

Hat man durch längere Zeit beobachtet, wobei es zweckmäßig ist, eine Zelle allein fester ins Auge zu fassen, so wird man an dem kugeligen Gebilde eine allmähliche Formveränderung beobachten. Es sendet da und dort an seinem Umfange spitze, kürzere oder längere Fortsätze, Pseudopodien aus, mit denen es sich ans Glas anheften und den übrigen Körper nachziehen kann. Dabei kann sich der Körper abflachen, ausgesendete Fortsätze werden wieder eingezogen, so daß man im Verlaufe von wenigen Minuten die kugelige Form übergegangen sieht in die mehr abgeflachter, unregelmäßiger, mit lappigen oder buchtigen Rändern versehener, oft stark in die Länge gezogener, stark durchsichtiger, daher blasser Körper. Fig. 38 zeigt diese Formveränderung an einer Zelle während 20 Minuten.

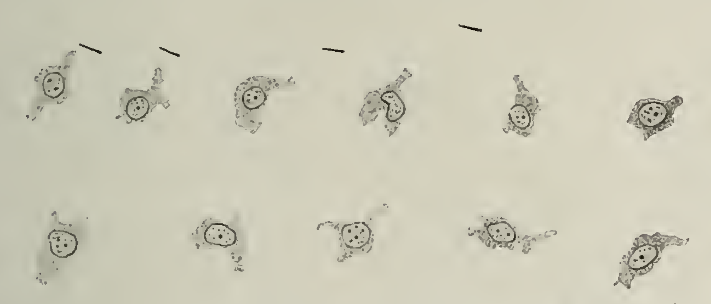


Fig. 38. Ein und derselbe Leukozyt vom Frosch in Zwischenräumen von 2 Minuten gezeichnet. Die dunklen Striche der ersten Reihe entsprechen dem Okularzeiger, von dem sich die Zelle bald weit entfernte. Der Kern zu scharf umrissen hervortretend. V. 380.

Man hat diese Bewegung als amöboide bezeichnet, obwohl sie nicht so lebhaft und von anderem Typus als die der Amöben ist. Diese schieben mehr halbkugelige, stets glasartig homogene Buckel vor, in welche dann der feinkörnige Inhalt des Körpers nachfließt. Einen solchen Vorgang kann man auch an den Leukozyten erzeugen, wenn man sie durch Induktionsschläge elektrisiert (Golubew).

Mit dieser Formveränderung ist stets auch eine Ortsveränderung (Lokomotion) verbunden, was man am besten sieht, wenn man die zu beobachtenden Zellen an den Rand des Gesichtsfeldes oder an die Zeigerspitze im Okular gestellt hat.

Bei mechanischen Reizen, Erschütterung, ziehen die Zellen ihre Fortsätze wieder ein, werden wieder kugelig.

Diese Beweglichkeit ist abhängig vom Sauerstoffgehalt. Überläßt man ein solches Präparat längere Zeit sich selbst, so findet man alle Zellen an den Rand des Deckgläschens gekrochen. Schließt man dann das Präparat luftdicht ab, so hören die Bewegungen bald auf, die Zellen sterben infolge Sauerstoffmangels ab.

Begegnen die Zellen auf ihrem Wege kleinen Fremdkörpern, (Fettröpfchen, Eiweiß- oder Pigmentkörnchen, Kokken oder Bazillen), so umfließen sie diese gleichsam mit ihrem Zellkörper, nehmen sie in sich auf und tragen sie mit sich fort oder stoßen sie wieder aus.

Diese für den Haushalt des Körpers höchst wichtige Eigenschaft der Phagozytose kann man am besten zeigen, wenn man einem Frosch gepulvertes Karmin in den dorsalen Lymphsack bringt, das Tier auf 24 Stunden in Wasser setzt und dann einen Tropfen Lymphe untersucht. Man wird dann viele Zellen mit einer wechselnden Anzahl der durchsichtigen Karminkörnchen erfüllt sehen; manche enthalten nur spär-

liche solche und zeigen auch bald lebhaft kriechende Bewegung; andere Zellen sind so vollgepfropft, daß sie kugelig und unbeweglich bleiben.

Am dünn ausgezogenen Leukozyten kann man eine Struktur des Zellkörpers wahrnehmen, indem man kugelige oder auch fadenförmige, gebogene, stärker glänzende Gebilde unterscheiden kann. Daneben auch da und dort rundliche, schwächer lichtbrechende Flüssigkeitsansammlungen, sog. Vakuolen, welche beim Tiefergehen mit der Mikrometerschraube rötlich aufleuchten, dann ganz hell werden und sich dadurch von den stark lichtbrechenden Körnchen (granulis), welche in einzelnen (den sog. grob gekörnten) Zellen besonders deutlich hervortreten, unterscheiden.

Die Vakuolen können unter Umständen so zahlreich sein, daß sie dem Zellkörper ein schaumiges Aussehen verleihen.

Außerdem kann man unter besonderes günstigen Verhältnissen im Zelleib frischer Luekozyten von Amphibien eine feine Strahlung sehen, die aus radiär von einem Punkt ausgehenden, ziemlich geradlinigen Fäden zu bestehen scheint, während im Zentrum dieser Sphäre (Fig 39, *B*, *s*) meist zwei kleinste Körnchen, die sog. Zentriolen (Zentralkörperchen) sichtbar sind. Sphäre und Zentriol wurden zuerst von Flemming an fixierten Leukozyten durch Färbung nachgewiesen.

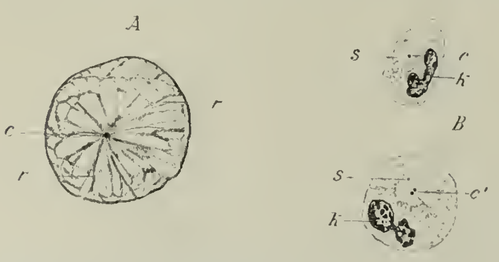


Fig. 39. Sphäre und Zentriolen in fixierten Leukozyten. *A* vom Salamander (Kern weggeschnitten), *c* Zentriol; *r* Radiärstrahlen. *B* vom Frosch, *k* Kern (teilweise weggeschnitten); *c* Zentriol; *c'* Diplosom; *s* Sphäre. V. etwa 900 (v. E.).

Endlich kann man eine ausgezeichnete Partie von rundlicher oder unregelmäßiger Form im dünn ausgezogenen Zellkörper unterscheiden, von der in der kugeligen Zelle nichts wahrgenommen werden kann und die sich mehr oder minder deutlich durch eine stärker brechende Linie gegen den Körper abgrenzt.

Tötet man aber die Zellen durch den Zusatz von Essigsäure oder noch besser eines Gemisches dieser mit Bismarckbraun, so treten diese Gebilde deutlich als Kern, nucleus, der Zelle hervor.

Dieser Kern, welcher jeder Zelle zukommt, besteht aus einer membranartigen Umhüllung, der Kernmembran (Fig. 40, *M*), einem flüssigen Inhalte, dem Kernsaft, und unregelmäßigen, stark lichtbrechenden Körnern oder Klumpen, welche teils der Kernmembran anliegen, den sog. Chromatinkörnern oder Chromosomen, so genannt, weil sie es sind, welche sich mit Farben von bestimmtem Charakter (sog. basischen Farben) besonders färben lassen. Sie werden durch kaum oder schwach färbbare Fäden verbunden, welche andererseits mit der Kernmembran in Verbindung stehen, die man als Linin- oder Plastinfäden bezeichnet hat. Die größeren Chromosomen zeigen eine Zusammensetzung aus kleineren Körnchen (Chromiolen).

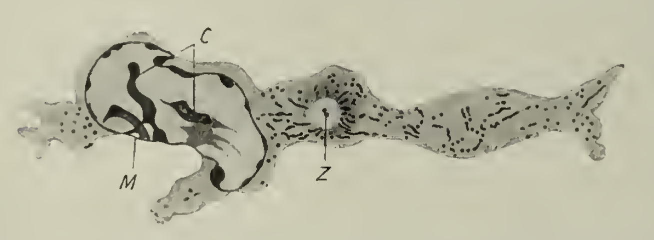


Fig. 40. Eine kriechende Wanderzelle aus einem Flachschnitt durch die Schwanzflosse einer Salamanderlarve. Modifiziertes Flemmingsches Gemisch, Eisenhämatoxylin. Plastokonten und -somen im Zelleib. *C* Chromosomen des Kerns; *M* Kernmembran; *Z* Sphäre mit Diplosom. Sehr starke V. (Nach F. Meves.)

Außerdem findet man, besonders in den Leukozyten mit ovalem oder rundem, kompaktem Kern ein kugeliges Gebilde in letzterem, das sich in seiner Färbbarkeit

sowie mikrochemisch anders verhält, als die Chromosomen, das sog. Kernkörperchen oder den Nucleolus.

Demnach bestehen die Leukozyten aus einer reizbaren, lebenden Substanz von körnig-fädigem Bau, die eine Sphäre mit Zentralkörper und einen Kern einschließt.

Eine Membran an der Oberfläche ist nicht vorhanden, wie die leichte Aufnahme von Fremdkörpern beweist. Das Innere des Zellkörpers kann noch Körnchen besonderer Art, wahrscheinlich Stoffwechselprodukte enthalten, welche man als paraplasmatische von den eigentlichen Protoplasmakörnchen, Plastosomen (Meves), unterscheidet. Während der lebende Leukozyt keine Farbe aufnimmt, können diese paraplasmatischen Körnchen wohl intravital gefärbt werden.

Zu diesen paraplasmatischen Einschlüssen müssen auch kleinste Fettröpfchen und Glykogenkügelchen gerechnet werden, die oft in Leukozyten angetroffen werden.

Das Protoplasma ist sehr empfindlich und wird durch chemische Agenzien leicht zerstört. Bei Wasserzusatz werden die Leukozyten kugelig und bilden an der Oberfläche eine Art Membran, während die Körnchen im Innern dann eine eigentümlich tanzende, zitternde Bewegung zeigen, die aber eine rein physikalische und keine Lebenserscheinung ist. Es ist dies die sog. Brownsche Molekularbewegung (von molecula, Diminutiv von moles), welche kleinste Körnchen oder Kügelchen, Kriställchen Stäbchen stets in Flüssigkeiten erkennen lassen.

Man kann sie z. B. gut an den Körnchen eines Tropfens angeriebener chinesischer Tusche demonstrieren, sieht sie aber auch an jedem frisch zerzupften Gewebestück an frei gewordenen kleinsten Fettröpfchen, Milch (R. Brown 1827) oder Eiweißkügelchen. Die Bewegung wird zurückgeführt auf die Stöße der Moleküle der Suspensionsflüssigkeit; ihre Lebhaftigkeit nimmt mit der Größe der Teilchen ab — solche über 4 μ zeigen sie nicht — und wächst mit der Temperaturerhöhung; durch Ausschaltung der Wärmestrahlen (mittels einer zwischen Spiegel und Objektiv eingelegten Alaunplatte) kann die Bewegung aufgehoben werden.

Solche gequollene, kugelig gewordene Leukozyten sind z. B. die Speichelkörperchen, an denen man das Körnchentanzen gut beobachten kann. Durch vorsichtigen Säurezusatz (Abstumpfung der alkalischen Reaktion des Speichels) lassen sie sich wieder in amöboide, kompakte Formen überführen. Auch Alkalien bringen das Protoplasma zum Quellen und lösen die Zellen schließlich auf. Säuren bewirken eine Fällung der Eiweißkörper im Protoplasma und lassen den Kern deutlich hervortreten. Schwache Salzlösungen üben keinen schädigenden Einfluß aus.

Was den chemischen Aufbau des Protoplasmas anlangt, so läßt sich dieser nicht an einzelnen Zellen untersuchen, wohl aber an Leukozytenmassen, die man auf Lymphdrüsen durch Auspressen und Zentrifugieren gewonnen hat, oder an eitrigen Exsudaten, die der Hauptmasse nach aus ausgewanderten Leukozyten, sog. Eiterkörperchen bestehen. In letzteren hat man als Hauptbestandteile gefunden: Globuline (in Wasser nicht, in Neutralsalzen löslich), Albumine (in Wasser löslich), beide beim Kochen gerinnend in Gegenwart von Salzen; Nukleoalbumine, durch hohen Phosphorgehalt ausgezeichnet, beim Kochen nicht gerinnend und fast unlöslich, auch im sauren Magensaft unverdaulich; Proteïde, die sich in den getöteten Zellen wie geronnenes Eiweiß verhalten (Pepton); Lezithine (Glycerinphosphorsäure mit Fettsäureradikalen substituiert in Verbindung mit der Base Cholin): Nukleïn, Xanthinstoffe (stickstoffhaltige, harnsäureartige Verbindungen; Xanthin, Hypoxanthin, Guanin, Adenin); Glykogen, Cholestearin, Fett, Seifen, Zerebrin, Salze und feste Körper (K, Na, Ca, Mg, Fe, P, Cl).

Der Hauptbestandteil des Kerns ist Nukleohiston, das sich in Leukonukleïn, einen stark phosphorhaltigen Körper, und in Histon, einen albumosenartigen Körper von basischen Eigenschaften spalten läßt.

Mehr empirisch, auf Grund des Verhaltens zu verschiedenen Färbungen hat man (F. Schwarz) im Kern fünf verschiedene Proteïnstoffe unterschieden: 1. das Amphipyrenin (Kernmembran), 2. das Pyrenin (Kernkörperchen), 3. das Linin (Kernfäden), 4. Paralinin (Kernsaft) und 5. das Chromatin (Kerngerüst).

Das Chromatin, die färbbare Substanz des Kerns (s. o.), besteht chemisch aus Nukleïn, das in dünner Salzlösung quillt, in Essigsäure ausfällt; dagegen tritt der Nucleolus in ersterer deutlich hervor und färbt sich mit sog. saueren Farbstoffen.

Um näher in den feineren Bau der Leukozyten einzudringen und zu einer Einteilung der verschiedenen Formen zu gelangen, ist es aber notwendig, sie an fixierten Objekten und mit modernen Färbemethoden zu untersuchen.

Auf Grund solcher unterscheidet man nach der Größe der Zellen, dem Verhalten ihrer Körnelung, der Form der Kerne usw. [1]) im wesentlichen folgende Zellarten:

1. kleine, protoplasmaarme, voll-, und zwar meist rundkernige Leukozyten (als »vollkernig« werden Zellen mit kugeligen, ovoiden oder bohnenförmigen Kernen verstanden);
2. große, protoplasmareiche, vollkernige Leukozyten;
3. polymorph-, meist gelapptkernige mit feingekörntem Protoplasma;
4. grobkörnige Leukozyten, die wieder zerfallen a) in oxyphil gekörnte (eosinophile) und b) basophil gekörnte.

1. Die kleinen, rundkernigen, protoplasmaarmen Lenkozyten (Fig. 41, *a* und Fig. 42) finden sich spärlich im normalen, strömenden Blute (Tafel II, *KL*), dagegen massenhaft in der Lymphe, dem Chylus und den lymphoiden Organen (Lymphknoten und -knötchen, Thymus); man bezeichnet sie daher meist auch als Lymphozyten. Die Hauptmasse dieser 5—8 μ messenden Zellen bildet der meist kugelige, manchmal leicht eingedellte, chromatinreiche Kern, der sich sehr stark mit Hämalaun, Safranin, Thionin, Methylenblau usw. färbt. Die Chromiolen sind häufig der Kernmembran dicht anliegend, während eines die Mitte einnimmt, so daß eine sog. Radstruktur (Fig. 42, *a*) entsteht.

Ein Protoplasmakörper ist an den frisch mit Essigsäure behandelten Zellen kaum wahrnehmbar, so daß sie fast wie nackte Kerne erscheinen. An gefärbten Zellen ist ein schmaler Saum nachweisbar, der ausgesprochen basophil erscheint nnd in dem sich mit gewissen Methoden Körner vom plumpstäbchenförmiger Gestalt nachweisen lassen. Es handelt sich dabei aber nicht um spezifische Granula im Sinne Ehrlichs, sondern um echte Protoplasmakörner und -fäden, die man als Plastosomen, Plastokonten bezeichnet und die zuerst in den größeren neutrophilen Leukozyten neben der Körnung nachgewiesen wurden[2]) (Benda, Meves). Mit Methylenblau färbt sich das Protoplasma

---

1) Die hier folgende Einteilung schließt sich am meisten der zuerst von Max Schultze gegebenen an, welcher im strömenden Blute unterschied: 1. einkernige, kleine; 2. einkernige große Leukozyten; 3. polymorphkernige oder polynukleäre mit feinkörnigem Protoplasma; 4. grobkörnige; 5. Übergangsformen zwischen 2 und 3.

Ehrlich hat die Leukozyten nach der verschiedenen Färbbarkeit ihrer Körnung mit Anilinfarben unterschieden und diese Granulationen, die er für spezifisch hielt, mit den griechischen Buchstaben α—ε bezeichnet. Die α-Granula (acido- oder eosinophile) färben sich mit allen sauren Anilinfarben. Die β-Granula (ampho- oder indulinophile) wurden aufgegeben, da sie nur eine wasserreichere Abart der α-Granula zu sein scheinen. Die γ-Granula (basophile oder Mastzellenkörnung) färben sich mit saurer Dahlialösung oder Methylenblau. Im Blute von Frosch und Triton, im leukämischen Blute vom Menschen, in den sog. Mastzellen. Die δ-Granula (basophile, in den einkernigen des menschlichen Blutes) wurden fallen gelassen. Die ε-Granula (neutrophile) färben sich mit neutralen Farbgemischen. In den polymorphkernigen, multinukleären und Eiterzellen.

Weidenreich unterscheidet die zwei großen Gruppen der gekörnten und ungekörnten Leukozyten. Zu ersteren rechnet er die feingranulierten und die grobgranulierten, die wieder oxy- oder basophil sein können. Die ungekörnten trennt er in die Lymphozyten und die großen, einkernigen.

2) Benda hat sie ursprünglich als Mitochondrien (Fadenkörner, von μίτος der Faden und χόνδρος das Korn) bezeichnet.

im Gegensatz zum dunkelblauen Kern mit einem Stich ins Grünliche. Bei der Spärlichkeit des Zellkörpers kann er nicht sehr auffallende amöboide Veränderungen zeigen, doch besitzen auch die Lymphozyten amöboide Beweglichkeit, was besonders

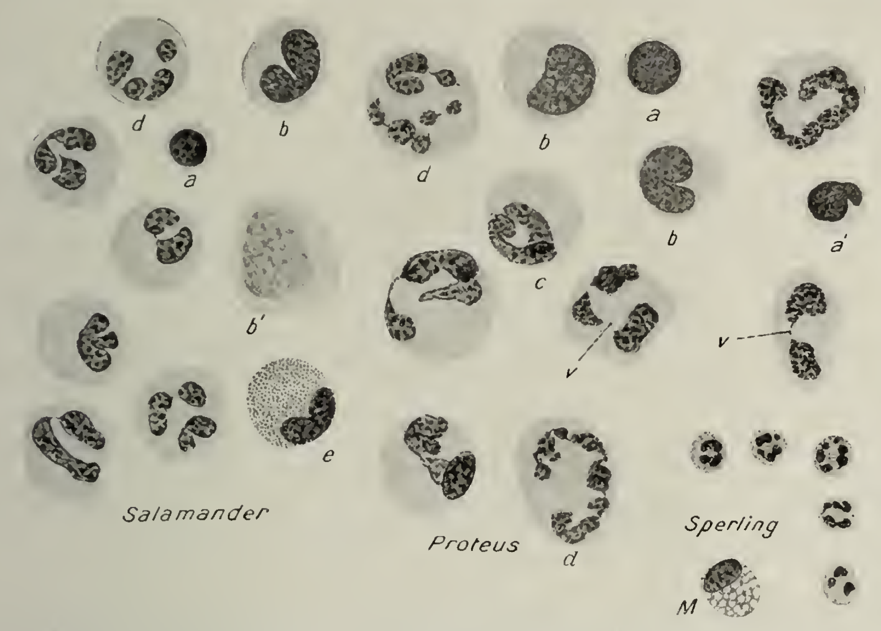


Fig. 41. Verschiedene Leukozytenformen vom Grottenolm, Salamander (V. 500) und Sperling (V. 720). Ausstreifpräparate von Blut. *a* Lymphozyten; *a'* mit buchtigem Kern; *b* protoplasmareiche Lymphozyten; *b'* verquollen; *c* polymorphkernige Leukozyten; *d* mit reich zerschnürten Kernformen; *v* dünne Verbindungsfäden der Kernfragmente; *e* oxyphiler Leukozyt (eosinophil); *M* basophil gekörnte Zelle (Mastzelle).

leicht bei Amphibien (Frosch, Salamander) festzustellen ist und auch ihr gelegentliches Vorkommen in Epithelien beweist. Auch können sie sich durch indirekte Teilung vermehren.

Sie scheinen jugendliche Zellformen zu sein, die sich in andere Leukozytenarten weiter entwickeln können. Sie finden sich im kindlichen Blute viel zahlreicher als in dem des Erwachsenen, bei niederen Wirbeltieren reichlicher als bei Säugetieren und beim Menschen. Während sie bei Säuglingen und Kindern über 50 % aller Leukozyten ausmachen, sinkt diese Zahl bei Erwachsenen auf 25—20 %.

Eine eigentümliche Fortentwicklungsform der Lymphozyten sind die sog. Plasmazellen. Sie sind, wie ihr Name besagen soll, protoplasmareiche, runde, oder durch gegenseitige Pressung im fixierten Präparat oft polyedrische Zellen (Fig. 43), deren Protoplasma an der Peripherie dichter ist, keine isolierte Körnelung erkennen läßt und in der Mitte eine hellere Vakuole einschließt, die dem exzentrisch gelegenen, kleinen Kern, der ganz einem Lymphozytenkern entspricht — kugelige Form, Radstruktur, starke Färbbarkeit — aufsitzt.

Fig. 42. Lymphozyten. *a* aus der Thymus eines jungen Kätzchens. Kerngerüste mit Safranin gefärbt (Chromosmiumessigsäure); *b* überlebend und *c* frisch mit Essigsäure-Bismarckbraun gefärbt aus einem Lymphknoten der Maus. V. 740.

Fig. 43. Plasmazellen vom Rande eines Thymusläppchens des Maulwurfes. Formalin. *K* Kern; *P* Protoplasma; *V* Vakuole. V. 720 (S.).

Das oft schollig erscheinende Protoplasma färbt sich elektiv mit basischen Farben (polychromen Methylenblau, Unna; Pyronin, Pappenheim); mit stark verdünntem Thionin färbt es sich metachromatisch (d. h. in einer von der des gelösten Farbstoffes verschiedenen Farbe) rötlich. Saures Toluidinblau färbt es nicht. Sie können überall angetroffen werden, wo Lymphozyten vorkommen; während der Verdauung scheinen sie im Bindegewebe des Verdauungstraktes, bei Schwangerschaft in dem des Genitales vermehrt. Massenhaft finden sie sich bei der Involution der Thymus, gelegentlich in der Milz, nur ausnahmsweise in der Blutbahn. Ihre Aufgabe scheint in der Fortschaffung und Nutzbarmachung zerfallenden Zellmateriales zu bestehen.

2. Die großen, protoplasmareichen vollkernigen Leukozyten (Fig. 41, *b*, Tafel II *GL*) stellen eine wenig scharf charakterisierte Gruppe dar, die wahrscheinlich Elemente verschiedener Bedeutung enthält. Man bezeichnet sie auch als große, uninukleäre. Sie messen 14—20 μ, besitzen einen ovalen oder bohnenförmigen, meist exzentrisch gelegenen Kern, der an Trockenpräparaten leicht verquillt und sich dann schlecht färbt. Beim Frosch enthält er ein leicht nachweisbares Kernkörperchen. Nach der Angabe mancher Autoren ist ihr Protoplasma körnchenfrei; in der Thymus des Kaninchens enthält es basophile Körnchen, die sich mit Methylenblau metachromatisch violett färben.

Sie sind spärlich im normalen Blute (etwa 4 %), reichlich in Lymphe und lymphoiden Organen, können daher als große Lymphozyten aufgefaßt werden, insoweit ihre Kerne mit den Kernen jener übereinstimmen. Das ist aber bei der Mehrzahl dieser Zellen nicht der Fall, indem ihre Kerne neben der deutlichen Kernmembran und dem Kernkörperchen nur wenig Chromatin aufweisen.

Bemerkenswert ist auch die ausgesprochene Fähigkeit der Phagozytose bei diesen Zellen.

3. Die polymorphkernigen, feingekörnten Leukozyten (Fig. 41, *d*) bilden beim Erwachsenen etwa 70 % aller farblosen Zellen im normalen Blute (Tafel II *L*). Sie sind es hauptsächlich, welche als Wanderzellen und Phagozyten die größte Rolle spielen. Sie kommen auch in der Lymphe vor, treten in den lymphoiden Organen gegenüber den Lymphozyten zurück, bilden aber hauptsächlich die Eiterzellen, Speichel- und Kolostrumkörperchen. Ihr Zelleib zeigt eine außerordentlich feine Körnung, welche an den frischen Zellen — mit Ausnahme der Speichelkörperchen (s. o.) — im gewöhnlichen, durchfallenden Lichte nicht sichtbar ist. Wohl aber treten die Körnchen im Dunkelfelde scharf hervor und zeigen dann eine lebhafte gischtartige Bewegung[1]). Auch sieht man diese Zellen nun auffallend lange, äußerst feine Fortsätze (Trichopoden, L. Merk) austreiben. Beide Erscheinungen erlöschen mit dem Absterben der Zellen. Ehrlich hat die Körnung als neutrophil (neutrophile oder ε-Leukozyten) bezeichnet; nach anderen soll sie oxyphil sein. Jedenfalls zeigt die Körnung bei verschiedenen Tieren Verschiedenheiten im färberischen Verhalten[2]), bei Amphibien soll sie fehlen.

Außerdem lassen sich im Protoplasma zwischen den Fäden der Sphäre feinste, kurze Stäbchen (Mitochondrien) oder längere Fäden (Chondriokonten, Plastokonten) nachweisen (Fig. 40).

Die Kerne zeigen eine große Formenmannigfaltigkeit, sind hufeisen-, S-, schleifenförmig oder tief gelappt, zwerchsack-, kleeblattförmig. Bei im Kreissegment angeordneten Formen liegen die Zentriolen stets im Mittelpunkt des entsprechenden Kreises in einer dichteren Protoplasmasphäre. Die einzelnen Kernfragmente hängen oft nur durch feinste Fäden zusammen, so daß mehrkernige Zellen vorgetäuscht werden.

---

1) L. Merk hat sie daher Gischtkörner, Granula aestuantia, genannt.

2) Beim Kaninchen sollen die Granula pseudoeosinophil, beim Meerschweinchen amphophil, bei Maus und Ratte mit den gewöhnlichen Methoden nicht nachweisbar sein.

Reißen diese ein, dann entstehen echte mehrkernige, multinukleäre (polynukleäre, Ehrlich) Formen. Doch scheinen solche nur degenerativen Charakter zu besitzen, fehlen im normalen Blute, kommen dagegen reichlich an ausgewanderten, besonders also an Eiterzellen vor. Das Chromatin der Kerne zeigt eine unregelmäßige Netzstruktur; Kernkörperchen scheinen zu fehlen.

4. Die grobgekörnten, oxy- oder eosinophilen Leukozyten (Fig. 41, *e*) sind hauptsächlich dadurch ausgezeichnet, daß ihr reichliches Protoplasma stark glänzende, grobe Körner enthält, die gegen verschiedene Reagenzien die größte Widerstandsfähigkeit zeigen. Sie widerstehen der Verdauung, lösen sich nicht in absolutem Alkohol, quellen nicht in Essigsäure und färben sich mit allen sauren Anilinfarben. Wegen ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Säuren rechnen sie einige den Nukleïnen zu, andere halten sie wegen ihrer Oxyphilie für Derivate des Hämoglobins.

Bei einigen Selachiern und Vögeln besitzen die Granula kristallinische Natur; beim Pferde stellen sie bis 2,5 μ große Kugeln (Semmers Körnerkugeln) dar, die sich in Osmiumsäure schwärzen, in Indigokarmin schön blau färben. Hier ergaben chemische Untersuchungen (Petry), daß es sich um eine phosphorfreie Proteïnsubstanz handelt, die Eisen in einer nicht durch Hämatin vermittelten, festen Bindung enthält, die aber insofern eine gewisse Labilität besitzt, als ein Teil des Eisens schon im Organismus abspaltbar ist.

Die eosinophilen Leukozyten scheinen sowohl zum Transport als zur Ablagerung von Eisen in Beziehung zu stehen. Damit stimmt überein, daß sie bei Blutungen, Muskelzerfall massenhaft auftreten, auch bei gewissen Krankheiten (Asthma bronchiale, Pemphigus, Trichinose) vermehrt sind, während sie im normalen Blute sich spärlich finden, 0,5—10 % betragen. Im Knochenmark kommen sie massenhaft vor als sog. Markzellen (Myelozyten). Doch unterscheiden sich diese durch eine Reihe von Merkmalen von den eosinophil gekörnten Blutleukozyten. Während diese stets polymorphe Kerne und eine gleichmäßig dichte Körnung besitzen (Taf. II, *E*), sind jene durch einen kugeligen Kern und verstreute, oft unregelmäßige Körnchen ausgezeichnet, die sich auch färberisch etwas anders verhalten. Die oxyphilen Leukozyten scheinen keine stationären Gebilde zu sein, sondern aus gewöhnlichen Leukozyten hervorzugehen und zu solchen werden zu können. Wahrscheinlich umfassen auch diese grobgranulierten Leukozyten Zellen verschiedener Herkunft und Bedeutung.

5. Die grobgranulierten basophilen Zellen finden sich im strömenden normalen Blute (Taf. II, *M*) und in den blutbildenden Organen in sehr spärlicher Anzahl; beim Menschen soll diese im ersteren höchstens $^1/_2$ % betragen. Noch viel spärlicher (bis zum gänzlichen Mangel) sind sie bei einzelnen Säugetieren (Maus, Ratte, Katze), während sie bei anderen (Kaninchen, Meerschwein) zahlreich vorkommen sollen.

Ihr Hauptmerkmal ist die (γ-)Körnung, welche basische Farben, auch in saurer Lösung, elektiv anzieht. Besonders eignet sich zu ihrer isolierenden Färbung das saure Toluidinblau nach Lundvall.

Die Form und Dichtigkeit der Körnung kann verschieden sein; beim Menschen sind die γ-Granula grob und sehr unregelmäßig in Form und Größe, wechselnd in der Zahl (Typus Mensch, Weidenreich); beim Meerschweinchen sehr zahlreich, groß und von mehr ovaler, gleichmäßiger Form (Typus Meerschweinchen). Am Trockenpräparat, das mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt ist, erscheinen sie als Lücken im Protoplasma (Fig. 41, *M*). Der Kern dieser Zellen stimmt mit dem der neutrophilen Leukozyten überein, ist meist polymorph.

Viel zahlreicher und leichter nachweisbar finden sich basophil gekörnte Zellen allenthalben im lockeren Bindegewebe; man hat sie als Mastzellen[1]) (Ehrlich) bezeichnet. Neuerdings sucht man sie als histogene scharf von den hämatogenen

1) Weder histogene noch hämatogene Mastzellen haben mit der »Mast« etwas zu tun.

die man auch als Mastleukozyten bezeichnet hat, zu trennen. Bei den niederen Vertebraten sollen aber beide Formen identisch sein.

Die basophil gekörnten Zellen des Bindegewebes sind meist größere Zellen, von bald scharf begrenzter, oft polyedrischer Form, bald sehr unregelmäßiger, langgestreckter Gestalt, mit einem zentral gelegenen, runden oder ovalen Kern, der ein Kernkörperchen erkennen läßt, und dicht gedrängten, groben Körnchen von gleichmäßiger Größe. Diese färben sich intravital mit Neutralrot, im fixierten Zustande mit allen basischen Farben, oft stark metachromatisch. Sie sind sehr empfindlich gegen Wasser, auch nach vorhergegangener Fixierung; bei ihrem Studium sind daher wässerige Flüssigkeiten zu vermeiden. Diese Löslichkeit ist aber bei verschiedenen Tieren ebenfalls eine verschiedene; beim Kaninchen, das nur spärlich solche Zellen im Bindegewebe zeigt, so groß, daß manche Autoren das Vorkommen der Zellen bei diesem Tier geleugnet haben. Bei Maus und Ratte wieder sind die Körnchen widerstandsfähig, die Zellen reichlich, besonders im Subkutangewebe entwickelt (Fig. 124 bei *5*).

Die Zellen sind der amöboiden Bewegung und Phagozytose fähig; dies, zusammen mit dem Umstande, daß sie auch im Transsudat der Peritonealhöhle vorkommen, spricht für ihre leukozytäre Natur.



Fig. 44. Klasmatozyten aus der Membrana perioesophagea vom Frosch. Methylviolett. V. 380.

Eine besondere Form basophil gekörnter Zellen von spindelförmiger oder verästelter Gestalt und oft enormer Länge hat Ranvier als Klasmatozyten bezeichnet. Sie kommen in dünnen Membranen (Membrana perioesophagea, Frosch (Fig. 44), Mesenterium, Kaninchen) massenhaft vor. Ihre Ausläufer sind mit kugeligen Auftreibungen versehen, die samt den eingeschlossenen basophilen Körnchen abgeschnürt werden[1]) und in die Maschen des Bindegewebes gelangen können. Sie sollen sich auch in der Flüssigkeit der Peritonealhöhle vom Triton finden, hier kugelig sein. Es handelt sich also um Leukozyten, die im Bindegewebe besondere Formen annehmen, ihre Beweglichkeit verlieren, dagegen Eiweißkörper in Form der basophilen Granula speichern und abgeben. Unter Umständen können sie wieder zu beweglichen Leukozyten werden. Bei den niederen Wirbeltieren sind die Clasmatozyten offenbar identisch mit den Mastzellen: bei den Säugetieren sollen beide als getrennte Formen nebeneinander vorhanden sein, doch wird auch ihre Identität behauptet.

Neben diesen besprochenen Formen der Leukozyten finden sich nun noch Übergangsformen der verschiedensten Art. Diese Übergänge beziehen sich sowohl auf die Größe der Zellen als auf die Form ihrer Kerne, ja sogar auf die Körnelung, indem auch Zellen zur Beobachtung kommen, die neben den basophilen auch oxyphile Körnchen besitzen oder umgekehrt.

Auch diese Übergänge sprechen dafür, daß die Leukozyten eine sehr artenreiche Zellgruppe vorstellen, die sich aus einer gemeinsamen Stammform, dem kleinen Lympho-

1) Diesen Vorgang bezeichnet Ranvier als Klasmatose (von κλάω, brechen).

zyten entwickeln können. Diese gemeinsame Stammform soll sich aber auch zu roten Blutkörperchen differenzieren können (monophyletische Abstammung).

Andere Autoren lassen die roten Blutkörperchen und die Hämoleukozyten aus dem Blutgefäßsysteme, bzw. Knochenmarke stammen, myeloischer Herkunft sein, während die Lymphozyten aus dem Lymphgefäßsysteme ihren Ursprung nehmen, lymphatischer Herkunft sein sollen (polyphyletische Abstammungslehre).

Als eine besondere Form der Leukozyten müssen noch die sog. Megakaryozyten (Howell) erwähnt werden[1]), die sich in der Leber von Säugetierembryonen (Fig. 59), im Knochenmarke (Fig. 60), der Milz und in der Dottersackwand bei Säugetieren finden und teils als degenerative Formen aufgefaßt werden.

Sie erreichen ganz beträchtliche Größe bis herunter zu der großer Leukozyten und besitzen meist rundliche Form, nicht selten mit ausgezackter Oberfläche. Der Kern ist in der Einzahl vorhanden, tief und reichlich gelappt, gebuchtet, oder er besitzt die Form einer vielfach durchbrochenen Hohlkugel mit vielen verstreuten Kernkörperchen, so daß am Durchschnitt eine Mehrzahl von Kernen vorgetäuscht werden kann. Das Protoplasma zeigt meist eine deutliche, oft konzentrische Streifung, nicht selten ein dichteres Exoplasma, eine im Inneren der Kernhöhlung gelegene Sphäre mit zahlreichen Zentriolen und ein binnenzelliges Kanälchennetz eingegraben, das auch an der Oberfläche ausmünden kann. Die Megakaryozyten besitzen phagozytäre Eigenschaften und fehlen den Tieren abwärts von den Säugetieren.

Die Zahl der Leukozyten im Blute ist nach Ort, Zeit und Alter eine sehr schwankende. Sie nimmt während der Verdauung zu und ist im Venenblute, besonders dem der Pfortader und der peripheren Hautvenen, viel größer als in den Arterien. Sie beträgt beim Erwachsenen etwa 6—8000, beim Neugeborenen 18000 im Kubikmillimeter.

Bestimmte Stoffe, ins Blut gebracht, vermehren ihre Zahl, teils durch Chemotaxis, teils durch vermehrte Lymphabsonderung (Lymphagoga). Hierher gehören Extrakt aus Blutegeln oder Krebsmuskeln, Knochenmark, Milz, Thymus, Pilokarpin, Nukleïn, Alkalialbuminate usw.

Für direkte chemotaktische Reizung (Anlockung) sprechen die Versuche mit Glasröhrchen oder -kammern (Leber und Buchner), die einerseits mit sterilisierten Bakterienkulturen, die viel Proteïn enthalten, andererseits mit indifferenten Flüssigkeiten gefüllt, Tieren unter die Haut eingeführt wurden. Im ersteren Falle wandern Leukozyten ein, im letzteren nicht. Auch Weizengrießkörner wirken chemotaktisch.

2. Die roten oder farbigen Blutkörperchen (Erythrozyten[2])).

Im Gegensatz zu den Leukozyten sind die roten Blutkörperchen hoch spezialisierte Zellen oder Zellenabkömmlinge, welche in erster Linie bestimmt sind, den Geweben Sauerstoff zuzuführen und Kohlensäure in der Lunge abzugeben.

Sie sind die Träger des Blutfarbstoffes, des Hämoglobins, das in einen Farbstoff und einen Eiweißkörper zerlegt werden kann.

Ihrer Funktion entsprechend, die eine möglichst große Fläche für den Gasaustausch erfordert, sind die roten Blutkörperchen in großer Anzahl vorhanden und zeigen auch ganz eigentümliche Struktur- und Formverhältnisse.

Nach der Form unterscheidet man kreisscheibenförmige und elliptische; erstere kommen den Säugetieren zu, mit Ausnahme der Tylopoden (Kamel und Lama), welche elliptische aufweisen. Die Sauropsiden und Ichthyopsiden haben elliptische Blutkörperchen, mit Ausnahme der Petromyzonten, welche runde, von besonderer Form besitzen.

---

1) Von anderen Autoren werden sie als von sessilen Elementen stammend aufgefaßt und z. B. im Knochenmark dem Retikulum zugerechnet.

2) Diese Bezeichnung ist eigentlich nur für die kernhaltigen Blutkörperchen der Amammalia zutreffend.

Durchgreifender ist der Unterschied, den die roten Blutkörperchen bezüglich des Kernes erkennen lassen, indem die Säugetiere ausnahmslos kernlose, die niederen Tiere kernhaltige aufweisen[1]). Erstere besitzen also nicht mehr den Wert von Zellen; Minot hat sie als Plastiden bezeichnet. Dies gilt aber nur für die fertige Form; der Jugendzustand wird auch bei den Säugetierblutkörperchen von einer kernhaltigen Zelle dargestellt.

Im frischen, mit möglichster Vorsicht angefertigten Blutpräparat (Nativpräparat) vom Menschen oder Säugetier erscheinen die roten Blutkörperchen als grünlich-gelbe, vollkommen homogene, strukturlose, glattrandige Gebilde, die im noch nicht zur Ruhe gekommenen Präparat zwei Hauptansichten, eine Flächen- und eine Profilansicht zeigen.

Die Flächenansicht bietet ein verschiedenes Aussehen je nach der Einstellung: bei hoher einen hellen Rand und eine verwaschene, dunkle Mitte (Fig. 45, *a*, *e*), umgekehrt, bei tiefer Einstellung, einen dunklen Rand und eine helle Mitte.



Fig. 45. Blut vom Menschen, frisch. *a* rote Blutkörperchen gewöhnlicher Größe (Normozyten) von der Fläche; *b* im Profil; *c c* und *c' c'* Geldrollenanordnung; *d* Mikro-, *e* Megalozyt; *f* sternförmige Verschrumpfung: *g* Leukozyt; *h* grobkörniger Leukozyt (eosinophile Zelle); *i* Blutplättchen. V. 700. (v. E.)



Fig. 46. Blut vom Frosch, frisch. *a* Blutscheiben von der Fläche; *a'* mit deutlichem Kern; *b* im Profil; *c* in schräger Ansicht; *d* kleines Körperchen; *e* Leukozyt. V. 700. (v. E.)

Die Erklärung für diese Erscheinung (siehe S. 27) gibt die Profilansicht, welche biskuitförmig erscheint, so daß man als Form der roten Blutkörperchen eine seicht bikonkave Scheibe von kreisrundem Umriß bezeichnen kann.

Die elliptischen Formen der Sauropsiden und Ichthyopsiden zeigen, von der Fläche gesehen, bei hoher Einstellung einen hellen Rand und eine helle Mitte, zwischen beiden aber eine dunkle Ellipse (Fig. 46, *a*); umgekehrt bei tiefer Einstellung. Die Profilansicht stellt ein Stäbchen mit verdickten Enden und einer ebenfalls verdickten Mitte dar.

Der Durchmesser der Kreisscheiben vom Menschen beträgt im Mittel 7,5 μ bei 75 % aller Blutkörperchen. Der Rest besteht etwa zu gleichen Teilen aus kleineren (6 μ) und größeren (8,8 μ) Scheibchen, die man als Mikro- und Megalozyten gegenüber der Hauptmasse der Normozyten bezeichnet hat.

Die Dicke am Rande beträgt 1,9 μ, in der Mitte 1 μ. Die Größe der roten Blutkörperchen bei den Säugetieren steht nicht im Verhältnis zur Körpergröße, wenngleich

1) Neuere Angaben über kernlose rote Blutkörperchen bei Amphibien (F. Maurer 1920) sind mit Vorsicht aufzunehmen. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um Kunstprodukte.

der Elefant die größten (9,4 μ) aufweist. Über die Durchmesser bei anderen Tieren siehe die folgende Zusammenstellung und Fig. 47.

Walroß . . .	9,25	Katze . .	6,5	Ringelnatter	22	× 13
Faultier . . .	9,1	Pferd. . .	5,58	Frosch . .	22	× 15,7
Meerschweinchen	7,48	Ziege . .	4,25	Salamander	37,8	× 23,8
Hund	7,3	Moschustier .	2,5	Proteus . .	58	× 35
Kaninchen . .	6,9	Huhn . .	12 × 7	Amphiuma .	78	× 46

Die elliptischen Scheibchen beim Kamel messen 7,6 × 4,5 μ; die runden bei Petromyzon 12—15 μ. Unter den Säugetieren weisen also nur Elefant, Walroß und Faultier größere Blutscheiben auf als der Mensch.

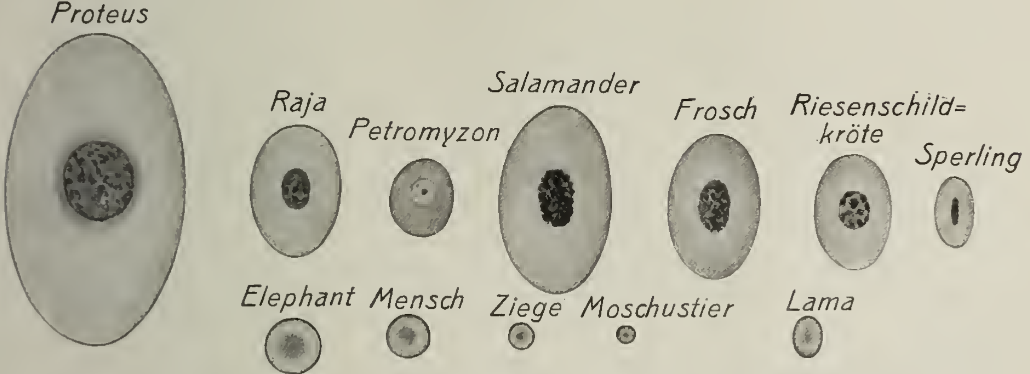


Fig. 47. Rote Blutscheiben verschiedener Wirbeltiere nach Ausstreif-Trockenpräparaten, Häm.-Eosin. V. 740.

Die Zahl der Erythrozyten schwankt ebenfalls bei demselben Individuum nach Ort und Zeit und ist um so kleiner, je größer die Blutscheibchen sind. Für den Menschen gelten als Mittelzahlen im Kubikmillimeter für den Mann 5 000 000, für das Weib 4 500 000. Bei Neugeborenen ist sie viel höher. Sie steigt auch bei Aufenthalt auf hohen Bergen ganz beträchtlich.

Bei Tieren werden im Kubikmillimeter Blut gezählt:

Bei der Ziege	19 000 000	beim Frosch	400 000	beim Salamander	90 000
beim Pferd	7 500 000	» Torpedo	140 000	» Proteus	36 000

Im ganz frisch angefertigten Blutpräparat kann man einige eigentümliche Veränderungen an den roten Blutscheibchen beobachten; zunächst die sog. Geldrollenbildung. Die Scheibchen legen sich mit ihren Flächen aneinander und bilden kurze oder längere, oft verzweigte Säulen, in denen die Scheibchen im reinen Profil oder einer Mittelstellung zwischen Profil- und Flächenansicht zu sehen sind (Fig. 45, *cc'*).

Man hat diese Erscheinung als eine Folge der Kapillarattraktion erklärt, wofür auch die Abflachung der Form in reiner Profilstellung spricht, und sie als Sympexis (M. Heidenhain) bezeichnet. Sie verschwindet bei längerem Stehen des Präparates.

Eine andere Veränderung ist die sternförmige Verschrumpfung; die Scheibchen nehmen eine mehr kugelige Form an und zeigen an ihrer Oberfläche zahlreiche stumpfe oder spitzere Höckerchen (*f*), wodurch eine Maulbeer- oder Morgensternform entsteht. Diese dürfte auf das gestörte osmotische Gleichgewicht zurückzuführen sein.

Wie Stricker gezeigt hat, verschwindet diese sternförmige Verschrumpfung, wenn man Kohlensäure zuleitet, und kehrt wieder, wenn man Sauerstoff zuleitet. Das kann ein paarmal wiederholt werden. Dieser Wechsel der Form wurde sogar fälschlich für amöboide Bewegung gehalten.

Zu den mehr individuellen Veränderungen gehört die, daß man nicht selten an einer wechselnden Anzahl statt der Scheiben- eine Glockenform wahrnimmt, indem die Profilansicht wie eine mehr oder minder stark vertiefte Schüssel erscheint (Fig. 48). Der Rand kann manchmal bei hoher Einstellung wie ein glänzender Doppelring erscheinen. Er ist dann sehr verdickt und damit die Vertiefung sehr stark; diese Erscheinung dürfte durch einen höheren Grad von Weichheit und größeren Wassergehalt des Randes gegenüber der festeren Mitte bedingt sein; sie führt hinüber zu dem pathologischen Zustand der Poikilozytose des Blutes, wobei die Blutkörperchen die mannigfaltigsten Formen (Schüsseln, Ringe, Flaschen, Birnen, Hämmer usw.) aufweisen.



Fig. 48. Durch einseitige Einwirkung v. Osmiumtetroxyd napfförmig gewordene Erythrozyten. Mensch. V. 740.

In neuerer Zeit hat man versucht, die Glockenform als die normale Gestalt der roten Blutkörperchen hinzustellen (Weidenreich), doch haben alle Argumente, welche dafür beigebracht wurden, einer scharfen Kritik nicht standhalten können. Es wurde vielmehr nachgewiesen (Löhner), daß, abgesehen von scheinbaren Glocken, die sich durch Bildverzerrung als optische Trugbilder erklären lassen[1]), die wirklichen Glockenformen durch einseitige Einwirkung von Fixierungsmitteln, z. B. Osmiumsäure, Erwärmung, einseitige Ionenwirkung bei elektrischen Entladungsschlägen und einseitige Diffusionsvorgänge in nicht isotonischen Flüssigkeiten entstehen. Vermeidet man solche einseitige Einwirkungen und jegliche Verdunstung bei Anfertigung der Präparate[2]), so erhält man als die typische Gleichgewichtsfigur immer die bikonkave Scheibe; doch kommt auch, wie erwähnt, im normalen Blute eine verschiedene Anzahl von Glockenformen, ebenso wie elliptische Formen vor[3]).

Rasches Antrocknen von Blut, das in dünnster Schicht auf gut gereinigtem Objektträger ausgestrichen wird, erhält die Form sowie die Farbe der Blutkörperchen.

Die Blutkörperchen sind außerordentlich dehnbare und wie Kautschuk elastische Gebilde, welche leicht ihre Gleichgewichtsform verlieren.



Fig. 49. Rote Blutkörperchen vom Menschen; unter starkem Druck ausgestrichen, wurstförmig verlängert. Eisenhämatoxylin; das linke bis auf die Enden entfärbt. V. 740.

Dies kann gut im strömenden Blut beobachtet werden, wenn z. B. ein Blutscheibchen sich zwischen anderen durchzwängen muß oder auf einem Gefäßsporn reitet und sich dabei in die Länge streckt, um nach Überwindung des Hindernisses wieder in die Gleichgewichtsform zurückzukehren.

Experimentell hat dies Rollett an in Leimgallerte eingeschlossenen Blutscheibchen gezeigt. Dehnt oder streckt man die Gallerte unter dem Mikroskope, so dehnen sich die Blutscheibchen mit, um beim Nachlassen des Zuges wieder die normale Scheibenform anzunehmen. Auch an schlecht ausgestrichenen Trockenpräparaten kann man oft die Scheiben in lange, würstchenförmige Formen ausgezogen sehen (Fig. 49).

Die Elastizität oder Dehnbarkeit der roten Blutscheiben hat aber auch ihre Grenzen. Man kann sie zertrümmern, was schon Vintschgau beschrieben hat.

Dazu eignen sich besser die großen Blutscheiben des Amphibienblutes; man bringt einen Tropfen Blut zwischen zwei Objektträger, läßt ihn sich kapillar ausbreiten und reißt die Objektträger dann plötzlich auseinander. Legt man dann ein Deckglas auf und untersucht, so findet man Scheiben, von denen, wie aus Glas, ein Stück scharfrandig aus- oder abgebrochen ist (Fig. 51), ohne daß der den Kern enthaltende Rest seine Form geändert hätte.

---

1) Innerhalb von Kapillaren (Löhner), wie auch an einzelnen Scheibchen (v. David).

2) Löhner hat in einem mit Wasserdampf gesättigten, auf Körpertemperatur erwärmten Raum das Blut entnommen und untersucht. Dabei waren ausschließlich Scheiben zu sehen.

3) Die Beobachtung im strömenden Blute ist nur bei Verlangsamung des Blutstromes und dadurch nicht auszuschließender Veränderung der Blutscheiben möglich (Jordan). Doch haben Jolly und Meves auch im strömenden Blute die Scheibenform als die typische gesehen.

Erklärung zu Tafel II

Fig. 50. *Aus dem Blutausstrich eines gesunden 33jährigen Mannes mit auffallend vielen Blutplättchen. Die Leukozyten aus verschiedenen Gesichtsfeldern zusammengestellt; sie erscheinen daher viel zu zahlreich im Verhältnis zu den roten Blutkörperchen. Fixierung und Färbung mit Leishmans Gemisch. Vergr. ca. 1350.*

Bp *Blutplättchen.*
E *eosinophilgekörnter Leukozyt.*
ER *rote Blutscheibchen.*
GL *großer Lymphozyt.*
GL[1] *mit eingebuchtetem Kern.*
KL *kleine Lymphozyten.*
KL[1] *mit sehr spärlichem Protoplasmasaum.*
L *neutrophilgekörnte, polymorphkernige Leukozyten.*
L[1] *ein scheinbar zweikerniger mit dünner Kernbrücke.*
M *basophilgekörnter Leukozyt (Mastzelle).*
ÜF *Übergangsform.*
ÜF[1] *mit sichtbar werdenden Körnchen im basophilen Zelleib.*

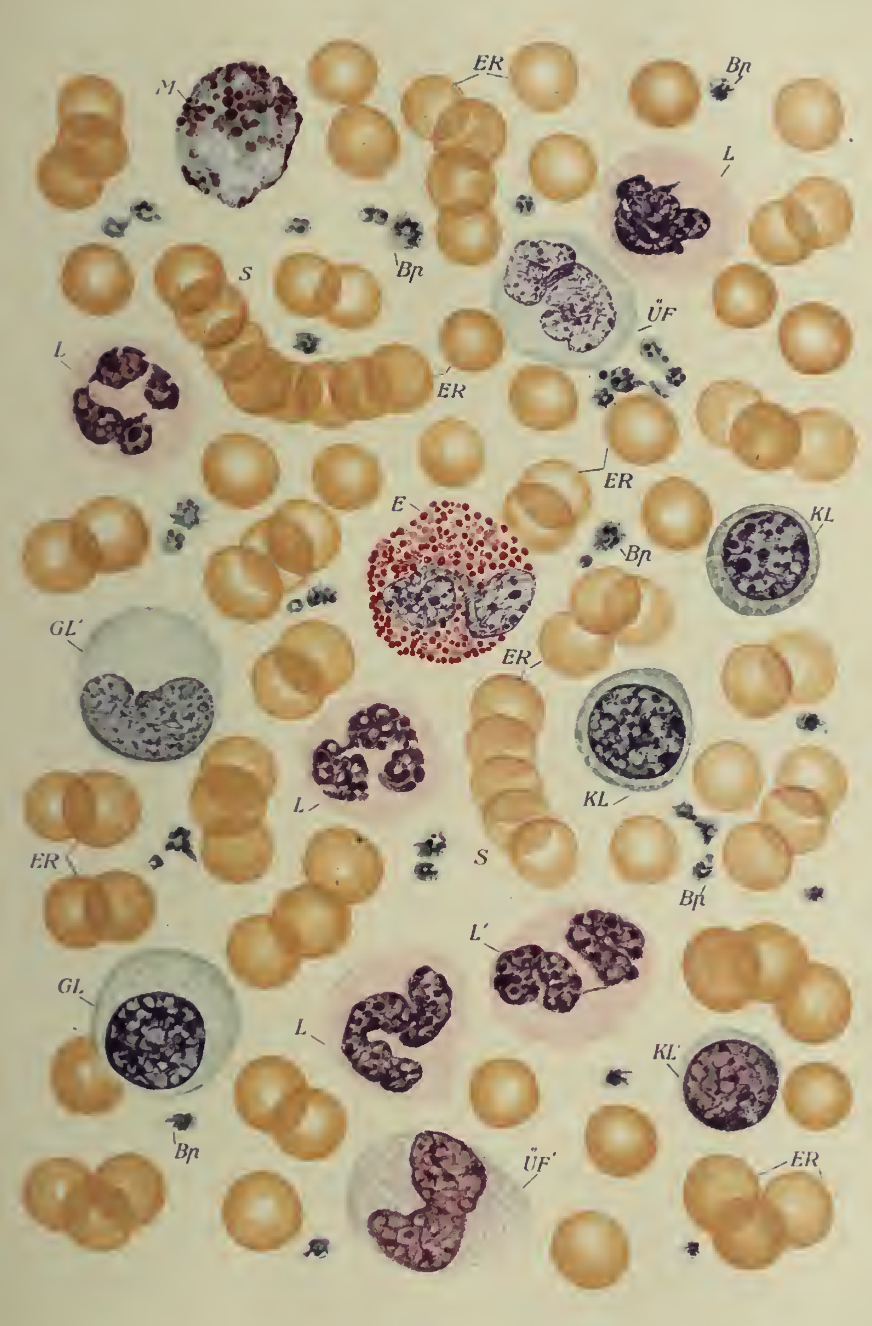


Fig. 50

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Diese Tatsache ist deshalb von besonderem Interesse, weil sie nachdrücklich gegen die Auffassung der Blutscheiben als Flüssigkeitsbläschen, die mit einer Membran versehen sind, spricht. Der Umstand, daß beim Zertrümmern die Form erhalten bleibt, kein Inhalt ausfließt, kein Kollabieren stattfindet, entkräftet die scheinbaren Gründe, welche für das Vorhandensein einer Hülle und eines mehr flüssigen Inhaltes angeführt wurden.

Die roten Blutscheiben sind ausgesprochene Respirationsorganismen; in ihnen wird das Oxyhämoglobin in reduziertes verwandelt. Entsprechend dieser Funktion sind sie auch ganz anders gestaltet und geartet als andere Zellen. Vor allem müssen sie osmotisch sehr empfindliche Gebilde sein.



Fig. 51. Zertrümmerte Erythrozyten vom Frosch aus durch Schlagen mit einem Drahtpinsel defibriniertem Blute. Kerne und Vakuolen sichtbar. V. 740.

Reagenzien verschiedenster Art verändern sie; nur neutrale, isotonische Salzlösungen (siehe S. 52) erhalten ihre Form. Da diese Reagenzienwirkungen wichtig sind für die richtige Auffassung vom Wesen der roten Blutscheiben, sollen einige der wichtigsten besprochen sein.

Die Wasserwirkung. Versetzt man Blut in einem Reagierglas mit destilliertem Wasser, in einem anderen die gleiche Menge mit 1 % Kochsalzlösung, so erscheint das erste nach einiger Zeit durchsichtig — lackfarbig —, das letztere bleibt undurchsichtig, deckfarbig.

Wiederholt man unter dem Mikroskope den Versuch in der Weise, daß man neben einen kleinen Tropfen Blut einen von Wasser setzt (ohne daß sie sich berühren) und dann mit dem Deckglas bedeckt, so kann man an der Grenze der Berührung die Veränderungen beobachten. Zunächst sieht man, daß die Scheibchen ihre Gestalt verlieren; sie werden kugelig und zeigen bei hoher Einstellung ein Maximum der Helligkeit in der Mitte, ähnlich, wie ein Fettröpfchen. Betrachtet man ein solches gefärbtes Kügelchen länger, so kann es plötzlich seine Farbe verlieren, was dann den Eindruck macht, als ob es platzen würde. Es bleibt aber ein zarter, blasser Umriß zurück, der sog. Blutschatten. Das Hämoglobin ist in Lösung gegangen, und nur der farblose Blutschatten ist zurückgeblieben, wird aber nach längerer Zeit auch gelöst; bei den kernhaltigen tritt der Inhalt oft samt dem Kern heraus. Wasser wirkt also sehr deletär auf die roten Blutscheiben, muß daher bei allen Objekten, die histologisch untersucht werden sollen, sorgfältig vermieden werden. Man hat diese Wasserwirkung fälschlich als Quellung bezeichnet; eine Volumzunahme läßt sich jedoch nicht feststellen, die Kugel ist kleiner als das Scheibchen, mißt etwa 5 μ.

So wie Wasser wirken auch stark verdünnte Neutral-Salzlösungen, stark verdünnte Säuren und Alkalien.

Lösung des Hämoglobins erfolgt auch durch verschiedene andere Einwirkungen: Frieren (Eintropfen von Blut in einen Platintiegel, der in Kältemischung steht) und Wiederauftauen; elektrische Entladungsschläge von hoher Spannung (Leidener Flasche). Dabei zeigen die Blutscheibchen sehr eigentümliche Formveränderungen; sie nehmen nacheinander Rosetten-, Maulbeer- und Stechapfelform an. Schließlich werden sie kugelig und geben ihren Farbstoff ab. Bei den kernhaltigen tritt der Kern sehr deutlich hervor und springt endlich heraus. Bei Tötung von Menschen durch Blitzschläge oder hochgespannte elektrische Ströme sieht man in der Haut oft ausgedehnte Zeichnungen von blutroter Farbe (sog. Blitzfiguren), welche von der Diffusion in Lösung gegangenen Blutfarbstoffes herrühren. Auch Galle und gallensaure Salze bewirken unter allen Umständen ein Lackfarbigwerden des Blutes. Eine physiologisch sehr bemerkenswerte Tatsache ist die von Landois (1874) gemachte Beobachtung, daß Blut oder Blutplasma von einem fremden Tiere die Blutkörperchen aufzulösen vermag. Diese hämolytische Wirkung von Tier- auf Menschenblut, welche man bei Trans-

fusionen beobachtet hat, erfordert eine andere Erklärung als die Wasserwirkung, die man als Folge osmotischer Vorgänge betrachten kann. Es sind die spezifischen Eiweißkörper des Plasmas, welche die Lösung bewirken. Man kann diese Wirkung künstlich noch steigern, wenn man einem Tier, z. B. dem Meerschweinchen, wiederholt das Blut eines anderen Tieres, z. B. eines Kaninchen, injiziert. Es nimmt dann die hämolytische Wirkung des Meerschweinchenblutes auf Kaninchenblut zu.

Sehr eigentümliche Bilder erhält man bei unvollkommener Wasserwirkung an den elliptischen Blutscheiben des Frosches. Läßt man einen Frosch in ein Spitzglas mit so wenig Wasser bluten, daß die Wassermenge etwa das doppelte Volumen vom eingetropften Blut beträgt, und entnimmt man dann Blut von der Oberfläche, so sieht man einzelne Scheibchen, welche ihren schönen, elliptischen Umriß bewahrt haben, während ihr Inhalt sich in Gestalt einer zackigen, gefärbten Masse scheinbar von diesem Umriß so zurückgezogen hat, daß er nur mehr mit einigen Spitzen oder Zacken bis an ihn heranreicht (Fig. 52). Man hat diese Figuren nach Hünefeld und Hensen benannt und als einen schlagenden Beweis für das Vorhandensein einer Membran deuten wollen, indem man das Zustandekommen dieser Figuren analog der Plasmolyse bei Pflanzenzellen zu erklären versuchte.



Fig. 52. Hünefeld-Hensensche Figuren an Froschblutkörperchen. (Unvollkommene Wasserwirkung.) *a* Flächenansichten des stark retrahierten Endosoma; *a'* Beginn der Retraktion; *b* Profilansicht. V. 700. (v. E.)

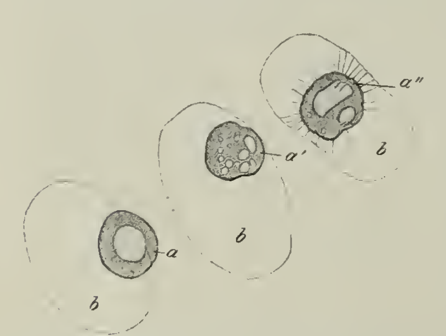


Fig. 53. Wirkung 2% Borsäure auf Blutkörperchen von Triton cristatus. *a*, *a'*, *a''* Endosoma um den Kern zusammengeballt, bei *a* aus dem Stroma *b* austretend, bei *a''* mit Strahlen. Die hellen Flecken im Endosama entsprechen Vakuolen. V. 700. (v. E.)

Wenn man die Konzentration von sehr verdünnten Salzlösungen, welche rote Blutkörperchen entfärben, allmählich steigert, so gelangt man zu einem Konzentrationsgrad, bei welchem die Blutkörperchen sowohl ihren Farbstoff als auch ihre Form behalten. Man nennt solche Lösungen isotonische. Den Botanikern war es schon bekannt, daß an Pflanzenzellen, deren Protoplasma der Membran dicht anliegt, wasserentziehende Mittel eine Ablösung des Protoplasmakörpers bewirken (Plasmolyse); diese tritt bei ganz bestimmten Konzentrationsgraden ein und unterbleibt bei anderen. Hamburger hat nun ähnliche osmotische Gesetzmäßigkeiten für die roten Blutkörperchen nachgewiesen. Man darf aber deshalb die Veränderungen an den roten Blutkörperchen nicht mit den plasmolytischen Vorgängen in Parallele stellen. Die roten Blutscheiben besitzen keine Membran, die der Zellulosehaut einer Pflanzenzelle vergleichbar wäre.

Was bei den Hünefeld-Hensenschen Figuren als Membran erscheint, entspricht einem festen und elastischen Ring, dem sog. Randreifen, welcher die Form des Blutscheibchens bedingt, indem er der Oberflächenspannung entgegenwirkt und, wie Meves gezeigt hat, bei Amphibien eine fibrilläre Struktur besitzt, während er bei Vögeln homogen ist.

Dieser von Dehler zuerst genauer beschriebene Randreifen läßt sich mittels der Eisen-Hämatoxylinlack-Methode schwarz färben oder durch Schütteln von Salamanderblut mit 3%igen Lösungen von Küchenkochsalz isolieren.

Säurewirkung. Tritonblutkörperchen, mit 2% Borsäure versetzt (man läßt einige Tropfen Blut in ein Spitzglas mit der Borsäure fallen und entnimmt mit der Pipette einen Tropfen vom Bodensatz), zeigen auch plasmolyseähnliche Bilder, indem sich ein gefärbter Inhalt vom Rande, mit dem er durch zackige Fortsätze zunächst verbunden bleibt, zurückzieht. Endlich lösen sich die Zacken los, Kern und Zellinhalt bilden eine gefärbte Kugel, welche über den farblosen Rand heraustritt (Fig. 53).

Brücke hat sich auf Grund dieser Bilder vorgestellt, daß der farblose, den Umriß des Blutkörperchens bewahrende Rest eine diese Form bedingende Substanz darstellt, die er Oïkoid benannte; ein zweiter, lebender, reizbarer, nach Art einer Amöbe kontraktiler Teil, das Zooïd, sollte in ersterem wie in einem Gehäuse darinnen liegen und durch den physiologischen Reiz der Säure zur Kontraktion und schließlich zum Austritt angeregt werden.

Rollett hat dann aber gezeigt, daß auch gefrorenes und wieder aufgetautes Blut vom Triton die Borsäurebilder gibt, daß also Brückes Deutung nicht zulässig ist. Die Trennung der beiden Bestandteile geschieht nicht in der von Brücke angenommenen einheitlichen Weise; vielmehr geht die Hämoglobinmasse zunächst in Lösung, und der Klumpen färbt sich nachträglich mit dem gelösten Hämoglobin.

Bei den Säugetierblutkörperchen erhält man ähnliche Bilder mit konzentrierterer Chromsäure, mit Gerb- oder Pyrogallussäure und auch mit gewissen Anilinfarben (Anilinblau; Rindfleisch). Sie entfärben sich zunächst, und in ihnen treten dann ein oder mehrere gefärbte Klümpchen hervor, die zersetztes Hämoglobin enthalten.

Stärkere Säuren verwandeln Säugetierblutkörperchen ebenfalls in Schatten und zersetzen das Hämoglobin in saures Hämatin.

Bei den Blutscheibchen der Amammalia machen sie die Kerne deutlich hervortreten; diese färben sich dann mit dem sauren Hämatin. Sie färben sich aber auch mit allen Kernfärbemitteln und zeigen dabei ein sehr dichtes Kerngerüst, in dem von einem Kernkörperchen in der Regel nichts zu sehen ist. Behandelt man aber Froschblutkörperchen mit $^1/_3$ Alkohol (man läßt einige Tropfen Blut in ein Spitzglas mit wenig 33%igem Alkohol fallen und entnimmt vom Sediment mit einer Pipette einen Tropfen), dann tritt in den homogen gewordenen blassen Kernen ein glänzendes Kernkörperchen deutlich hervor. Die Form der Kerne ist bald mehr elliptisch, im Profil stäbchenförmig (Sperling, Fig. 47), bald mehr rundlich (Raja, Schildkröte).

Bringt man einen Tropfen 1%iger Chromsäure oder Jodtinktur unter dem Deckglas mit Froschblut zusammen, so treten in den Blutscheiben grobkörnige Niederschläge, sog. Paraglobulinniederschläge, auf.

Ein Gemisch von Jodsäure-Osmiumsäure, Kochsalz und Malachitgrün gibt gefärbte, zierliche Netze an der Oberfläche der Blutscheiben vom Salamander, von denen man aber nicht sicher ist, ob sie nicht Kunstprodukte sind.

Konzentrierte Alkalien lösen die Blutkörperchen auf; 32—35%ige Laugen haben die eigentümliche Wirkung, daß in der zunächst gelösten Masse nach einiger Zeit die Formen der Blutkörperchen wieder hervortreten. Man hat sehr starke Laugen daher benutzt, um in getrockneten Blutmassen die Körperchen wieder sichtbar zu machen.

Konzentrierte Salzlösungen (10%ige Kochsalzlösung) bringen die roten Blutkörperchen zum Schrumpfen, wobei sie eigentümlich verbogene, verkrempelte Formen annehmen und starr werden.

Erhitzt man Blut auf etwa 52° C (am besten durch Auflegen des Präparates auf einen erhitzten Zinnstab), so nehmen die Blutscheiben Kugelform an, werden dadurch kleiner und beginnen dann an ihrer Oberfläche Tropfen abzuschnüren, die sich oft in kurzen Ketten aneinander legen.

Lud. Hermann hat (1866) diese rein physikalische Erscheinung durch die Annahme zu erklären versucht, daß die Lezithine und Cholestearine, welche die Umhüllung der roten Blutscheiben

bilden (Köppe, 1903), schmelzen. Bei längerem Erhitzen werden die Blutkörperchen entfärbt; doch wird das Blut dadurch nicht einfach lackfarbig, sondern trüb, durch Ausscheidung von Eiweißkörpern.

Ähnliche Tropfenabschnürungen, wie das Erwärmen, bewirkt auch Harnstoff.

Ein Verschmelzen der roten Blutscheibchen mittels spitzer Fortsätze kann man beobachten, wenn man ein noch feuchtes Ausstreifpräparat auf Methylalkohol legt. Ob diese Erscheinung auch durch die Lösung der fettartigen Oberflächenschicht ihre Erklärung finden kann, ist fraglich.

Nach allen diesen Erfahrungen müssen wir den Bau der roten Blutkörperchen als einen sehr verwickelten auffassen. Man muß an ihnen einen recht formbeständigen Bestandteil, das hyaline Stroma (Rollett) unterscheiden, welches an seiner Oberfläche eine geringe Verdichtung, etwa wie ein Exoplasma, außerdem aber keine isolierbare Membran, sondern nur eine physikalische Plasmahaut besitzt. Diese kann nicht dargestellt werden, hat aber elektive Funktionen; sie beeinflußt und regelt den Ausgleich von Flüssigkeiten zwischen dem Inneren des Blutkörperchens und der Umgebung. Sie läßt, wie gezeigt wurde, bei gewissen Schädigungen wohl das Hämoglobin austreten, hält aber andererseits diffusible, kristallinische Körper zurück. Die Salze der Blutkörperchen sind vorwiegend Kaliumchlorid und -phosphat, die des umgebenden Plasmas Natriumchlorid.

Der sonstige Bau des Stromas kann als feinwabiger oder schaumiger aufgefaßt werden. In diese Lücken ist eine weichere Substanz, die als Hauptbestandteil das Hämoglobin und Salz-Eiweißverbindnngen enthält, das Endosoma, eingelagert. Dieses Lückenwerk kann man sich nur von molekularer, mit dem Mikroskope nicht auflösbarer Feinheit vorstellen; daher ist eine wabige oder schaumige Struktur nicht darstellbar[1]).

Nach neuesten Angaben von H. Bechhold besitzen die roten Blutkörperchen ein Stroma, das aus einem in Wasser unlöslichen, gequollenen Proteïd oder Nukleoproteïd besteht, welches ein sehr dünnes, netzförmiges, dehnbares Gerüst bildet. Dieses Gerüst trägt einen lipoiden »Verputz« aus Lezithin, das sich auch in gequollenem Zustand befindet, und Cholesterin. Tritt eine Entmischung dieser drei Bestandteile ein, so ist Hämolyse die Folge.

In den Scheiben von Froschblut, das durch Schlagen defibriniert wurde, findet man allerdings häufig sog. Vakuolen (Fig. 51), kleinste bis größere Flüssigkeitsansammlungen, die beim Tiefergehen mit der Mikrometerschraube rötlich aufleuchten. Man könnte sie als enorm vergrößerte Lücken des Stromas auffassen. Wenn man dem Tier Protoplasmagifte (Pilokarpin, Piperidin, basische Anilinfarben) einverleibt, so treten diese Vakuolen so zahlreich auf, daß die Blutkörperchen eine grobe Schaumstruktur zeigen können.

Wie verschiedene Autoren (Giglio-Tos (1896), Dekhuyzen (1904), Kreidl (1914)) angegeben haben, können sich körnige oder vakuolenartige Einschlüsse normalerweise in den Blutscheiben mancher Fische (Petromyzon, Myxine, Torpedo, Hippocampus) vorfinden. Besonders die Untersuchung im Dunkelfeld zeigt hier bald schwächer lichtbrechende (vakuolenartige), bald stärker lichtbrechende (körnchenartige), dichtgedrängte Einschlüsse; beide können Mokularbewegung zeigen. Giglio-Tos erklärte sie bei Petromyzon für Hämoglobinkörnchen.

Während man also den Körper der roten Blutscheiben für die mikroskopische Betrachtung in der Regel als durchaus homogen auffassen kann, trifft dies in manchen

1) Weidenreich, der die Erythrozyten aus einer Membran von zähflüssiger, fettähnlicher Substanz, die sich weder mit der Umgeburg, noch mit dem Inhalt mischt, und einem flüssigen Inhalt bestehen läßt, glaubt alle Argumente, die gegen eine solche Annahme sprechen, gründlich dadurch widerlegt zu haben, daß er Ölkugeln durch Einstich mit einer gefärbten Flüssigkeit gefüllt und dann zwischen zwei Objektträgern gepreßt hat. Er konnte an solchen künstlichen Blutkörperchen eine Reihe von Erscheinungen, welche die natürlichen zeigen und die gegen die Annahme einer Membran zu sprechen scheinen (Abschnüren gefärbter Tropfen, Zusammenfließen solcher) nachahmen; nur hat er vergessen, aus einer solchen Ölkugel mit gefärbtem Inhalt ein scharfrandiges Stück herauszuschlagen, wie dies bei den Erythrozyten, besonders den großen elliptischen Scheiben, möglich ist.

Fällen nicht zu; außer den eben genannten, sollen nach einigen Autoren (Meves), wenigstens in den Blutscheiben der Amphibien, neben dem Kern noch andere Strukturteile (intrazelluläre Fäden als Reste embryonaler Plastokonten, chromatoide, intravital färbbare Kügelchen und quere Verbindungsmembranen zwischen den Fäden des Randreifens) nachweisbar sein.

3. Die Blutplättchen (Thrombozyten).

Fertigt man von seinem eigenen Blute ein Nativpräparat an und untersucht sofort, so wird man zwischen den noch nicht zur Ruhe gekommenen Erythrozyten oder in den Lücken, welche deren Geldrollenanordnungen lassen, am Glas fest haftend, kleine, 2—5 μ messende Gebilde wahrnehmen, die in ihrer Form teils an Erythrozyten erinnern, oder ebene, auch bikonvexe Scheibchen oder längliche Gebilde darstellen. Sie legen sich bald zu Häufchen (Fig. 45, *i*) oder Ketten zusammen und sind sehr vergänglich; bei gewöhnlicher Temperatur zerfallen sie rasch zu körnigen Häufchen, die meist den Mittelpunkt anschießender Fibrinfäden bilden.

Niedere Temperaturen ($\pm$ 1° C), Zusatz von Jodserum, stärkeren Salzlösungen erhalten sie; ebenso rasches Antrocknen in dünner Schichte (Taf. II, *Bp*) und sonstige Fixationsmittel des Blutes. Essigsäure läßt sie deutlich hervortreten.

Sie sind spezifisch schwerer als die Erythrozyten, sinken daher in einem auf den Objektträger gebrachten Blutstropfen bald zu Boden und heften sich vermöge einer großen Klebrigkeit fest. Spült man nun den Blutstropfen mit 1 %iger Osmiumsäure weg, so werden die Blutplättchen allein in großer Zahl fixiert (Laker).

Man hat sie auch im strömenden Blute nachgewiesen; ihre Zahl wurde mit etwa 300000 im Kubikmillimeter Blut angegeben.

Die genauere Untersuchnng lehrt, daß es sich um stets hämoglobinfreie, kernlose und amöboid veränderliche Gebilde handelt. Diese Formveränderungen zeigen sie auch bei gewöhnlicher Temperatur. Bedeckt man den Tropfen Blut mit einem Deckglas, auf dem man einen Tropfen alkoholischer Lösung von Brillantkresylblau hat eintrocknen lassen und schützt das Präparat vor Verdunstung (Rahmen von Rizinusöl), so kann man an den Blutplättchen nach etwa einer Stunde das Aussenden spitzer oder rundlicher hyaliner Fortsätze beobachten, während sich im Inneren ein körniges Häufchen blau färbt (Fig. 54). Auch mit anderen Kernfärbemitteln läßt es sich färben (Taf. II), jedoch nicht mit allen. Da es auch durch Essigsäure gelöst wird, kann es sich nicht, wie manche Autoren gemeint haben, um einen Kern oder Kernrest handeln. Man hat diesen basophilen, körnigen Innenkörper als Chromomer, den oxyphilen, homogenen Randteil als Hyalomer bezeichnet (Puchberger).

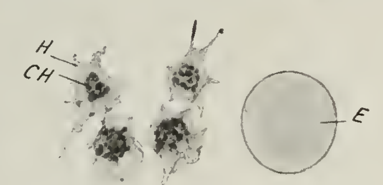


Fig. 54. Eine Gruppe von vier Blutplättchen mit Brillantkresylblau gefärbt; Mensch. *CH* Chromomer; *H* Hyalomer; *E* rotes Blutscheibchen. V. etwa 1700.

Die Ansichten über die Herkunft der Blutplättchen sowohl, wie über ihre physiologische Bedeutung, gehen sehr auseinander. Während sie die einen für Vorstufen der roten Blutkörperchen (Hämatoblasten; Hayem) oder eine selbständige Art von Blutzellen halten, sehen andere in ihnen Degenerationsprodukte (Fragmente von Leukozyten, Megakaryozyten, Erythrozyten). Auch für Niederschläge eiweißartiger Natur hat man sie gehalten.

Mit der Entwicklung roter Blutkörperchen haben sie nichts zu tun; auch ihre Beziehung zur Fibrinbildung ist fraglich. Unter Umständen scheinen sie weiße Thromben bilden zu können; man hat sie daher auch Thrombozyten genannt, obwohl sie sicher keine Zellen sind und die Thrombenbildung nicht ausschließlich an sie gebunden ist.

Bei den Tieren mit kernhaltigen Blutscheiben hat man als Analoga der Blutplättchen eigentümliche Spindelzellen (Golubew, v. Recklinghausen) aufgefaßt, welche ebenfalls hinfällig und klebrig sind, daher oft in Ketten oder großen Haufen (Fig. 55) aneinander haften. Sie besitzen aber einen großen elliptischen Kern, der gewöhnlich eine Längsfaltung seiner Membran (*a*, *b*), zeigt, während das Protoplasma an beiden Kernpolen angehäuft ist und sich z. B. mit Goldchlorid wie das der Leukozyten färbt.

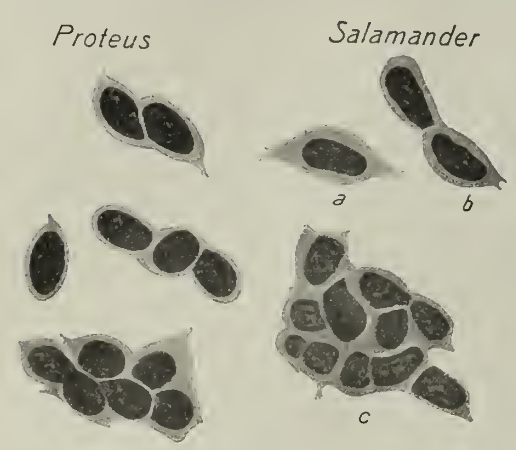


Fig. 55. Spindelzellen aus dem Blute von Amphibien (aufgetrocknet), teils isoliert, teils zu Ketten und Haufen verklebt (*c*). Bei *a* und *b* die Längsfalten in der Kernmembran sichtbar. V. 500.

Auch diese Spindelzellen hat man einerseits für Vorstufen roter Blutkörperchen, Zwischenstadien zwischen diesen und den kleinen Lymphozyten gehalten, andererseits mit der Thrombenbildung in Zusammenhang gebracht, daher Thrombozyten genannt (Dekhuyzen).

Beim Frosch sollen im Frühjahre die Spindelzellen beträchtlich vermehrt erscheinen und sich alle Übergänge zwischen ihnen und den Erythrozyten finden. Teilungserscheinungen wurden an den Spindelzellen nicht beobachtet.

4. Die Blutstäubchen (Hämokonien).

Weiters werden im Blute noch kleinste körperliche Teilchen, sog. Blutstäubchen (Hämokonien; H. F. Müller) nachgewiesen. Sie zeigen Molekularbewegung und sind teils eiweiß-, teils fettartiger Natur.

Im fetalen Blute mancher Tiere fehlen sie, doch treten sie bei Kaninchenfeten kurz vor der Geburt massenhaft auf, verschwinden unmittelbar nach dem Wurf und sind während des Säugens wieder vorhanden. Zu ihrer Untersuchung eignet sich vornehmlich die Dunkelfeldbeleuchtung.

Endlich finden sich im Blute als normale Bestandteile hellgelbe bis dunkel schwarzbraune Pigmentschollen von der Form kleinster Körnchen bis zu kantigen, zackigen, unregelmäßigen Schollen, die beträchtliche Größe (76 μ) erreichen können. Es handelt sich offenbar um Reste zugrunde gegangener Blutkörperchen.

Entwicklung und Regeneration der körperlichen Elemente des Blutes.

Während des ganzen Lebens gehen fortwährend zahllose rote und weiße Blutkörperchen zugrunde. Diese werden entweder mit dem Speichel, Schleim oder Darminhalt entfernt oder zerfallen in den Lymphknoten, wo man ihre Reste als stark färbbare Trümmer (tingible Körperchen; Flemming) findet. Jene werden massenhaft in der Milz, in den Lymphknoten und der Leber ausgeschieden, wo ihre Reste von Phagozyten aufgenommen werden (blutkörperchenhaltige Zellen, eosinophile Zellen) oder im Kreislaufe gelöst, um Material für die Gallenfarbstoffe zu liefern, oder gehen endlich, wie z. B. bei der Menstruation, durch Blutung verloren.

Daher ist eine große Regenerationsfähigkeit dieser Elemente nötig. Wie diese Regeneration, bzw. Neubildung, vor sich geht, ist keine einheitlich beantwortete Frage. Es hat aber viel Wahrscheinlichkeit für sich, daß die Neubildung im extrauterinen Leben in ähnlicher Weise erfolgt, wie bei der ersten Entwicklung, daher muß hier auf diese etwas näher eingegangen werden.

Entstehung der ersten Blutkörperchen.

Allgemein anerkannt ist heute, daß die ersten Blutelemente bei den Amnioten außerhalb der Embryonalanlage entstehen und erst von da in den Körper einwandern.

Aus der Teilung der befruchteten Eizelle gehen als erste Anlage des Tierkörpers blattartige, aus einer einfachen Zellenlage bestehende Organe, die primären Keimblätter hervor; ein oberes und ein unteres zuerst, denen sich ein drittes, mittleres, hinzugesellt, das aus bestimmten Bezirken des unteren entsteht.

Während das obere die Epidermis mit ihren Anhängen (Haare und Drüsen), die Anlage des Zentralnervensystems und der höheren Sinnesorgane liefert, entwickelt sich aus dem unteren die epitheliale Auskleidung des ganzen Darmrohres samt seinen drüsigen Anhängen, sowie die Lunge. Das mittlere bildet hauptsächlich die Binde- und Stützsubstanzen, die Muskulatur, das Blut- und Lymphgefäßsystem, sowie den Urogenitalapparat.

Bei der Entwicklung des Hühnchens treten am zweiten Bebrütungstage in der Randpartie der Keimhaut, also außerhalb der Körperanlage dunkle, solide Zellhaufen, die sog. Blutinseln auf (Fig. 56).

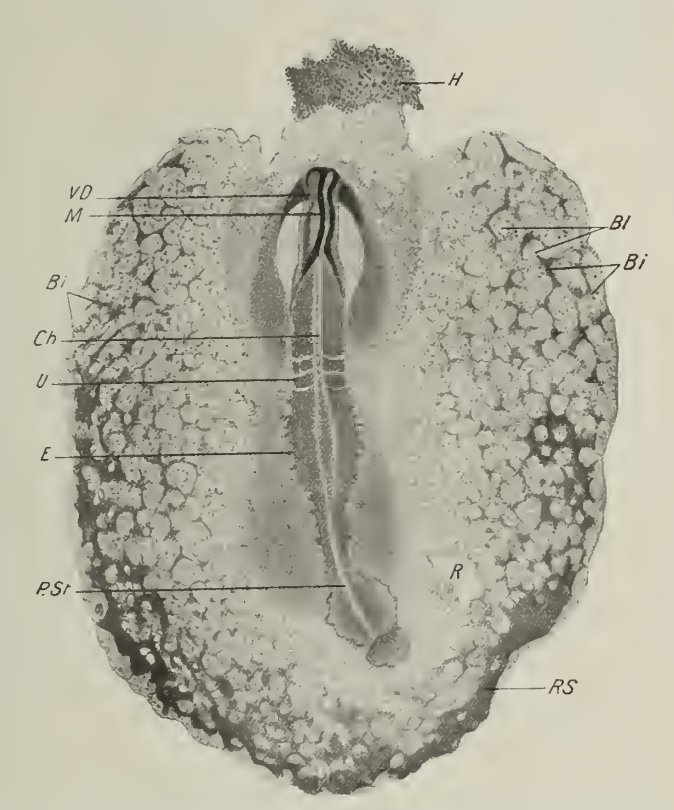


Fig. 56. Hühnerembryo mit zwei Ursegmenten; oberes und unteres Keimblatt wegpräpariert. Gefäß- und Blutanlagen im mittleren Keimblatt. *E* Rißrand des oberen Keimblattes; *H* Rest des unteren; *VD* vordere Darmpforte; *M* Medullarfalten; *CH* Chorda; *U* Ursegmente; *PSt* Primitivstreif; *Bi* Blutinseln; *Bl* Blasenbildung im Mesoderm; *RS* Randsinus. V. $16^1/_2$. Präparat von mir (Ostern 1901 in Graz) unter Leitung von Prof. Dr. O. Drasch † angefertigt.

Beim Kaninchen sind diese ersten Spuren der Blut- und Gefäßanlagen am 8. Tage nach der Befruchtung als solide Mesodermverdickungen sichtbar.

Diese Haufen zunächst farbloser Zellen vereinigen sich bald zu Strängen, welche dann hohl werden, indem sich Zellen in den Blutinseln loslösen, zu den ersten Blutkörperchen werden, während die hohlen Röhren die ersten Gefäße darstellen.

Drasch hat auf Grund von sehr mühsamen Untersuchungen der einzelnen, isolierten Keimblätter von der Fläche her für das Hühnchen eine Darstellung dieses Vorganges gegeben, welche die Verhältnisse in einfacher Weise erklärt. Nach Drasch hängt die Entstehung der Gefäße innig mit der Spaltung des ursprünglich einfachen mittleren Keimblattes in zwei Blätter, sowie mit der Entstehung der Leibeshöhle zusammen. Man vergleiche die schematische Darstellung in Fig. 57.

Die Mesodermzellen zwischen den Blutinseln wachsen, letzteren dicht anliegend, in die Höhe und bilden so zunächst gegen das Ektoderm oder Hornblatt zu offene Nischen. Diese schließen sich nach oben zu und werden so zu Blasen (Exocoelblasen) (Fig. 56, *Bl*), deren Scheidewände sich über den

Blutinseln berühren und endlich einreißen. Die Decken der Blasen bilden so in ihrer Gesamtheit ein oberes oder parietales Blatt des Mesoderms, die Somatopleura, ihre Basen ein unteres, viszerales, die Splanchnopleura, zwischen beiden entsteht ein Spaltraum, das Cölom.

Die Splanchnopleura bedeckt naturgemäß die Blutinseln, so daß diese in nach unten offenen, bzw. vom Entoderm bedeckten Kanälen liegen. Bald schließen sich diese Kanäle auch nach unten durch Umwachsung zu Röhren, den primitiven Gefäßen, in denen die Blutinseln als erste Blutkörperchenanlagen eingeschlossen sind.

So findet die auffallende Tatsache, daß im Bereiche des sog. Gefäßhofes die ersten Gefäße als geschlossenes Röhrennetz, in welchem die Anlagen der ersten Blutzellen enthalten sind, mit einem Schlage auftreten, ihre Erklärung.

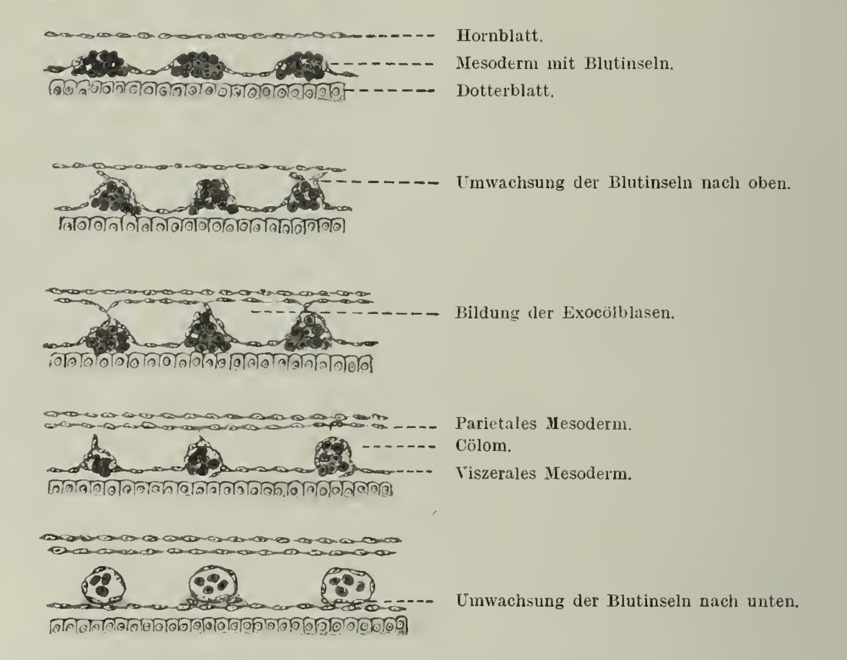


Fig. 57. Schema der Gefäßentwicklung nach O. Drasch. Senkrechte Durchschnitte durch einen Teil des Gefäßhofes vom Hühnchen in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien.

In den ersten Blutinseln rücken die zunächst deutlich getrennten, nur durch protoplasmatische Fortsätze verbundenen Zellen immer mehr aneinander, indem sie sich durch Teilung vermehren (Remak, 1841). Schließlich verschmelzen sie zu einem Syncytium, einer gemeinsamen, protoplasmatischen Masse mit zahlreichen Kernen.

Diese Massen höhlen sich dann, wie erwähnt, aus, indem sich im Inneren Zellen ablösen, die zu den ersten, hämoglobinlosen, primitiven oder Ur-Blutzellen werden, während eine dünne Randschicht zur Gefäßwand wird. Diese ersten Blutzellen erhalten noch eine Zeitlang Zuschuß durch sich ablösende und abrundende Wandzellen, sog. Endothelzellen.

Der größte Teil der primitiven Blutzellen wandelt sich dann durch Aufnahme oder Ausarbeitung von Hämoglobin in primitive Erythroblasten um, welche also auch bei den Säugetieren kernhaltige Zellen sind und als solche auch in den Körper des Embryo gelangen.

So findet man bei jungen Embryonen fast ausschließlich kernhaltige rote Blutkörperchen, welche sich zunächst im ganzen Blutkreislauf durch Teilung vermehren.

Diese primitiven Erythroblasten (Fig. 58) sind durch besondere Größe, Struktur und Form (sie zeigen vielfach auch beim Menschen elliptische Umrisse; dann hat man an ihnen einen Randreifen und im Inneren Plastokonten und ein Zentriol beschrieben) ausgezeichnet; sie stellen einen eigenen Zellstamm dar (Maximow) und werden später allmählich durch die definitiven Erythroblasten aus der Blutbahn verdrängt; zuerst aus der Dottersackwand, dann aus dem zirkulierenden Blute, so daß sie schließlich ganz verschwinden (bei Kaninchenembryonen von 20 Tagen).

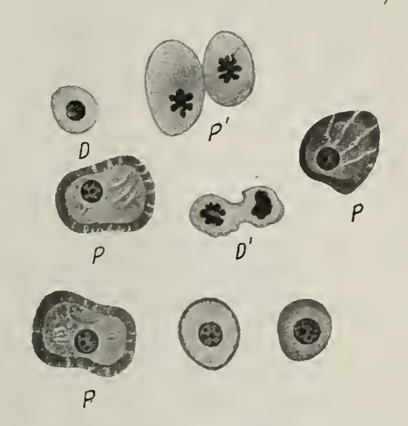


Fig. 58. Blut vom 7 wochigen menschlichen Embryo (aus den Nabelstranggefäßen ausgestrichen). Sublimat. *DH.* – Eos. *P* Primitive Erythroblasten; bei *P'* in Teilung. *D* definitive Erythroblasten; bei *D'* in Teilung. V. 500.

Die primitiven Erythroblasten werden bei den Säugetieren durch Verlust ihrer Kerne zu Erythrozyten.

Über die Art dieses Verlustes bestehen zwei Anschauungen. Nach der älteren (Kölliker u. a.) sollen die Kerne kleiner, stark färbbar, homogen werden — eine Veränderung, die man als Pyknose bezeichnet —, dann ebenfalls in Stückchen zerbrechen — Karyorrhexis —, um schließlich die Färbbarkeit zu verlieren und innerhalb der Zelle zur Auflösung zu gelangen (Karyolyse, Karyophthise).

Andere, besonders entschieden Maximow, stellen eine intrazelluläre Karyolyse in Abrede, der Kern soll als Ganzes oder in Teilen ausgestoßen werden. Rindfleisch hat eine solche Ausstoßung am überlebenden Präparat verfolgt; trotzdem muß man vorsichtig in der Entscheidung der Frage sein, da eine Austreibung des Kernes, wie gezeigt wurde, leicht künstlich bei Reagenzeinwirkungen (z. B. Borsäurewirkung, elektrische Entladungsschläge) zustande kommt.

Der Rest der primitiven Blutzellen bleibt auf dem primitiven Zustand, erfährt aber verschiedene Umwandlungen: ihre Basophilie nimmt zu, es treten Pseudopodien als Zeichen der amöboiden Beweglichkeit auf, das Kernkörperchen wird deutlicher und die Kernmembran wird seitlich durch die Sphäre etwas eingedrückt.

Diese Zellen stellen die Hämatogonien dar, welche während des ganzen Lebens ihre indifferente Natur erhalten und die gemeinsame Stammzelle für alle übrigen Blutelemente bilden.

Aus ihnen entstehen einerseits die ersten Leuko- bzw. Lymphoblasten — beim Kaninchen vom 12. Tage — anderseits die ersten definitiven roten Blutzellen, und zwar zuerst hämoglobinarme mit relativ hellem Kern — Megaloblasten —, später hämoglobinreichere Formen mit kleinem, pyknotischem Kern, Normoblasten.

Erstere vermehren sich zunächst im ganzen Kreislauf durch Teilung, letztere werden durch Kernverlust (s. o.) zu den typischen Erythrozyten der Säugetiere.

Allmählich verschwinden die kernhaltigen roten Blutkörperchen aus dem Kreislaufe, um nur in bestimmten Organen erhalten zu bleiben, die man als blutbildende, hämatopoetische bezeichnet. Das erste blutbildende Organ war die Area vasculosa des Mesoderms, beim Säugetier die Dottersackwand.

Nunmehr übernimmt die Leber diese Funktion (beim Kaninchen von 12 Tagen); weiterhin die Milz und endlich das Knochenmark, welches zeitlebens die wichtigste Blutbildungsstätte bleibt. Bei den Tieren, die kein Knochenmark besitzen (Urodelen, Fische), ist die Hämatopoese an die Milz gebunden.

In der Leber werden die roten Blutkörperchen aus einem indifferenten Materiale, dem Retikulum, gebildet, aus dem sich außerdem die Endothelien und das Stützgewebe der Leber differenzieren. Die Blutzellenbildung erfolgt außerhalb der Gefäß-

wand, und die Blutzellen gelangen durch die offenen Maschen des Retikulums in die Gefäßlichtung. Ist die Blutbildung vollendet, dann schließen sich die retikulären Gefäßwände durch eine homogene Außenhaut zur Endothelröhre.

Die ursprüngliche Bildungszelle, welche sich vom Retikulum ablöst, ist eine große, uninukleäre, stark basophile Zelle, entspricht also den Hämatogonien.

Zur Zeit der Blutbildung finden sich in der Leber, wie später in den anderen blutbildenden Organen der Säugetiere jene eigentümlichen Riesenzellen, die wir als Megakaryozyten besprochen haben. Sie kommen hier auch anscheinend innerhalb der Gefäßbahn vor (Fig. 59) und gehen auch teilweise zugrunde.



Fig. 59. Aus einer blutbildenden Leber der Spitzmaus (Crocidura leukodon) Zenkers Fl. DH.-Eos. *M* Megakaryozyten mit deutlichen Kanälchen; *EB* Erythroblasten; *EZ* Erythrozyten; *L* Leberzellen; *E* Endothel der Gefäße. V. 500.

Da diese Megakaryozyten nur bei den Säugetieren gefunden werden, hat man sie mit dem Verschwinden der ausgestoßenen Kerne der roten Blutkörperchen in Zusammenhang gebracht und geglaubt, daß sie diese Kerne durch Phagozytose in sich aufnehmen (O. Van der Stricht); doch ist dieser Vorgang nicht zweifellos festgestellt.

Nach der Leber folgt als blutbildendes Organ die Milz.

Hier findet man die Erythroblasten hauptsächlich in den Pulpasträngen, wo sie sich durch Teilung vermehren, wahrscheinlich aber auch aus indifferenten Zellen entstehen. Auch hier findet man alle Zwischenstadien zwischen den kleinen und großen Lymphozyten bis zur kernhaltigen roten Blutzelle. Außerdem finden sich die verschiedenen Formen der gekörnten Leukozyten und Megakaryozyten. Auch bei Neugeborenen und Kindern kommen noch Erythroblasten in der Milz vor; ihre Zahl wird nach starken Blutverlusten deutlich vermehrt gefunden.

Später tritt an Stelle der blutbildenden Funktion der Milz die blutzerstörende, indem unbrauchbar gewordene rote Blutkörperchen in der Milz zugrunde gehen, teilweise von Phagozyten (blutkörperchenhaltigen Zellen) aufgenommen werden.

Auf die Milz folgt das Knochenmark, welches zeitlebens Sitz der Blutbildung bleibt.

Es besteht ursprünglich nur aus einem Retikulum indifferenter Bindegewebszellen und Blutgefäßen. Dies bezeichnet man als primäres Knochenmark (Fig. 203, Taf. VI).

Erst sekundär treten die spezifischen Zellformen in ihm auf, teils durch Differenzierung aus den Retikulumzellen, teils vielleicht auch durch Auswanderung aus den Gefäßen.

Auch im Knochenmark scheinen die Erythroblasten in größeren, durch Teilung hervorgegangenen Herden außerhalb der Blutgefäßbahn zu entstehen und sekundär in diese hineinzugelangen. Neben ihnen findet man alle anderen Zellformen zwischen den primitiven Lymphozyten und den polymorphkernigen Leukozyten (Fig. 60); am massenhaftesten die oxyphil gekörnten Markzellen, welche aber von den typischen α-Leukozyten als pseudoeosinophile unterschieden werden.

Außer den Megakaryozyten kommen hier aber noch als zweite Art von Riesenzellen die vielkernigen Ostoklasten (Kölliker) oder Polykaryozyten vor. Diese liegen aber niemals frei zwischen den anderen Zellelementen, wie erstere, sondern (während ihrer vollen Entwicklung) stets dem Knochen oder verkalktem Knorpel dicht an, in Nischen, die als Howshipsche Lakunen bezeichnet werden (s. S. 171).

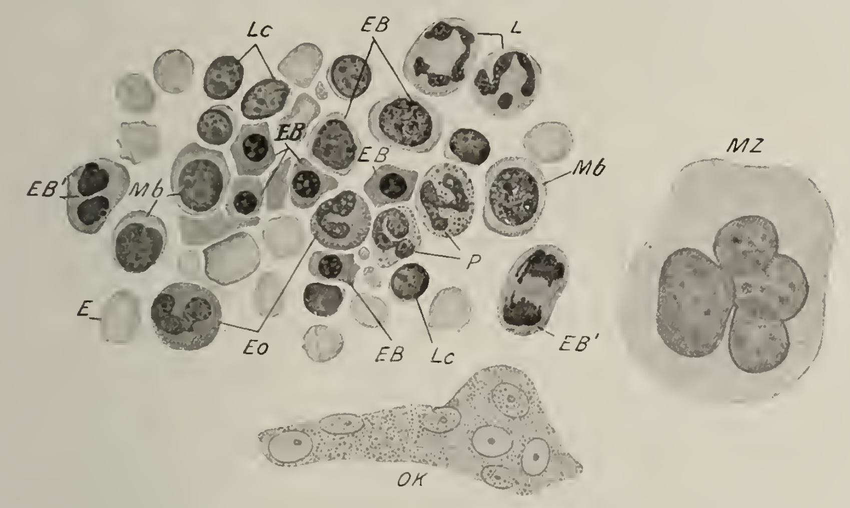


Fig. 60. Elemente des roten Knochenmarkes vom Meerschweinchen; größtenteils nach einem Ausstrichpräparat von H. F. Müller. Häm.-Eos. *E* Erythrozyt; *EB* Erythroblast; *EB'* in Mitose; *Eo* eosinophiler, *L* polymorphkerniger Leukozyt; *Lc* Lymphozyt; *Mb* Myeloblast; *MZ* Megakaryozyt; *OK* Ostoklast (nach einem frischen Isolationspräparat); *P* Pseudoeosinophile (Übergangsformen). V. 740.

Diese vielkernigen Riesenzellen besitzen sehr unregelmäßige, oft abenteuerliche Formen; sie können plumpe, ovale oder langgestreckte, keulenförmige, endlich verästelte Protoplasmamassen darstellen, so daß sie an solide Gefäßverzweigungen erinnern. Im frischen Präparate zeigen sie eine feine, dichte Körnung ihres Leibes, zerfallen sehr leicht und umschließen mehrere bis sehr viele, ovale, bläschenförmige Kerne, die nur ein glänzendes Kernkörperchen, kein deutliches Chromatingerüst erkennen lassen (Fig. 60, *OK*).

Nicht selten kann man sie in Zusammenhang mit feinen Gefäßästchen sehen, und manchmal können sie unmittelbar in Abschnitte übergehen, die noch Blutkörperchen in ihrem Inneren einschließen oder direkt einen Teil der Gefäßwand bilden, so daß man, wenigstens einen Teil von ihnen, als aus dem Endothel hervorgegangen ansehen muß.

Eine ganz andere Anschauung über die Entstehung der roten Blutkörperchen wird von Ranvier, Schäfer und Minot vertreten. Ranvier läßt sie intrazellulär, in eigentümlichen Zellen, die er vasoformative genannt hat, entstehen; er faßt sie also ähnlich, wie die Chlorophyll- und Stärkekörner in einer Pflanze als endoplasmatische Produkte auf. Diese vasoformativen Zellen sollen verästelte, mit längsgestellten Kernen versehene Gebilde sein, die oft einige rote Blutkörperchen enthalten und hauptsächlich in den sog. Milchflecken (tâches laiteuses) des Netzes neugeborener Meerschweinchen oder wenige Tage alter Kaninchen zu sehen sind.

Es ist aber gezeigt worden (S. Mayer, Vosmaer), daß es sich hier im Gegenteil um zugrunde gehende Gefäßabschnitte handelt, die bei den vielfachen Änderungen, denen der Kreislauf während der Entwicklung unterworfen ist[1]), ausgeschaltet wurden und der Rückbildung verfallen. Daher sammeln sich auch um solche angiolytische Bezirke reichlich Phagozyten an, was man stets in den »Milchflecken« sehen kann.

Endlich haben manche Autoren auch die Blutplättchen als Ausgangspunkte für die Entwicklung der roten Blutkörperchen aufgefaßt (Hayem, E. Neumann).

Die weißen Blutkörperchen fehlen im allerersten Kreislaufe fast ganz. Später vermehren sie sich in den Keimzentren der Lymphknoten und allenthalben im adenoiden Gewebe, aber auch in der Milz, Thymus und im Knochenmark.

Während die einen die Leuko- bzw. Lymphoblasten, d. h. jene großen, einkernigen Zellen mit chromatinarmem Kern und deutlichem Kernkörperchen, die ausgesprochen phagozytär sind, als gemeinsame Stammzellen sowohl der Lymphozyten als der gekörnten Leukozyten auffassen, lassen andere erstere nur in den Lymphknoten usw., letztere in Milz und Knochenmark entstehen (vgl. S. 47).

Die Kern- und Zellteilung.

Bei der Kleinheit, welche die Blutzellen der Säugetiere aufweisen, kann man die Vorgänge bei ihrer Teilung nur schwer verfolgen und überhaupt erst verstehen, wenn man an günstigeren Objekten die Kern- und Zellteilung kennen gelernt hat.

Als klassisches Objekt hierzu dienen die Epithelzellen von Urodelenlarven, bei denen insbesondere die chromatischen Teile des Kernes gut entwickelt sind, während sich zum Studium der achromatischen Teile, Zentriolen und Sphären, am besten Ei- und Samenzellen eignen.

An den großen Zellplatten, welche die Schwänze oder Kiemenplättchen von Salamander- oder Tritonlarven überziehen, hat W. Flemming die wesentlichen Phasen der Kernteilungsvorgänge am lebenden Objekt verfolgt. Ungleich schärfere Bilder gibt aber fixiertes und gefärbtes Material.

Zur Fixierung darf nur lebendes, bzw. eben getötetes und womöglich frisch gefangenes oder gut gefüttertes Material verwendet werden. Sie besteht im möglichst raschen Abtöten der Zellen und Gewebe durch Eiweißgerinnung, teilweise auch Wasserentziehung. Dabei wird das durchsichtige Objekt undurchsichtig, daher treten dann unter dem Mikroskope die einzelnen Teile deutlicher hervor, besonders, wenn sie außerdem gefärbt worden sind.

Als Fixierungsmittel verwendet man meist Gemische von Salzen schwerer Metalle und Säuren oder Osmiumtetroxyd mit Säuren gemischt; besonders das von Flemming empfohlene Chromosmiumessigsäuregemisch ist eine ausgezeichnete Vorbehandlung, um dann die chromatischen Kernsubstanzen mit Safranin scharf gefärbt hervortreten zu lassen. Schwieriger zu handhaben und zu deuten ist die von M. Heidenhain eingeführte Eisenhämatoxylinfärbung, welcher zweckmäßig eine Fixierung in Sublimat oder ebenfalls Flemmings Gemisch vorausgeht. Doch leistet diese Methode, wenn sie gut gelungen ist, Vorzügliches in der Darstellung der Zentriolen wie Chromiolen und anderer feinster Zellstrukturen.

Der ruhende Kern (Fig. 61, *1*) läßt bei diesen Zellen ein gut entwickeltes Chromatingerüst erkennen, welches der Hauptsache nach aus einem Netz besteht, das besonders in den Knotenpunkten stärkere Brocken enthält; sie sind stark basophil, weshalb man dieses Chromatin auch als Basichromatin, im Gegensatz zu einer feinkörnigen Masse im Kernsaft, die sich mit sauren Farben färbt, dem Oxychromatin (M. Heidenhain) bezeichnet hat.

---

1) Der ursprüngliche Dotterkreislauf (beim Menschen sollen sich nach Eternod 1898 und Dandy 1902 allerdings die Plazentarzotten früher entwickeln, als der Dotterkreislauf) wird durch den Plazentarkreislauf abgelöst, und erst dieser wandelt sich in den definitiven um. Solche Rückbildung von Gefäßteilen, wobei es zur Abschnürung noch erythrozytenhaltiger Teile kommt, sieht man ausgezeichnet im Dottersack von Forellenembryonen (vgl. Fig. 376).

Wenn sich die Zelle nun zur Teilung anschickt, wandelt das Basichromatin sich in vielfach geknickte und an den Knickungsstellen durch feinere Seitenzweige netzartig verbundene Schleifen um, deren Scheitel alle gegen ein dellenartig eingezogenes Feld

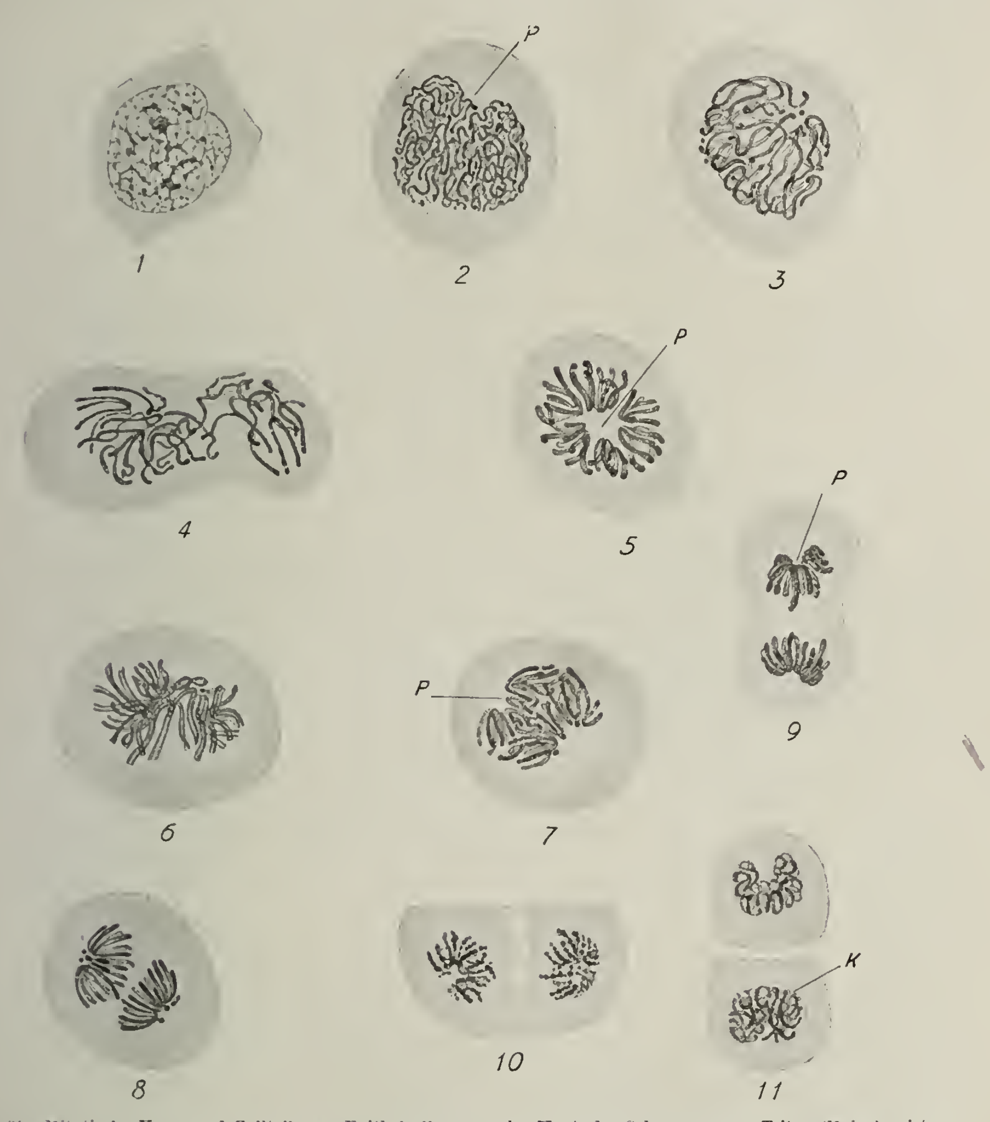


Fig. 61. Mitotische Kern- und Zellteilung. Epithelzellen aus der Haut des Schwanzes von Triton (Moige) crist. $\frac{1}{3}$% Chromsäure-Safranin. *1* ruhende Zelle; *2* dichter Knäuel, *P* Polfeld; *3* lockerer Knäuel; *4* Zerbrechen des Fadens in Schleifen; *5* Mutterstern vom Pol gesehen; *6* Mutterstern von der Seite gesehen, Längsspaltung der Schleifen; bis hierher Prophase; *7* Tonnenfigur, Metakinese; *8* Diaster, Auseinanderrücken der Kernhälften; *9* Anaphase, beginnende Zelleinschnürung: *10* Zelle geteilt bis auf Verbindungsbrücken; *11* Tochterkerne im Knäuelstadium, Wiederauftreten der Kernmembran *K*. V. 740.

an der Kernoberfläche, das Polfeld (*2*, *P*) gerichtet sind. Dieses enthält das Zentriol. Weiter ist an der Zelle ein erhöhter Turgor, vermehrte Nahrungsaufnahme, bemerkbar; sie rundet sich ab und wird stärker färbbar. Wie man an anderen Zellen gesehen

hat, teilt sich zuerst das Zentriol in zwei; während eins dicht an der Kernmembran bleibt, rückt das andere an dieser entlang bis an den entgegengesetzten Pol. Dabei gehen eigentümliche Strahlenbildungen von den Zentriolen in das Protoplasma (Polstrahlung) und entstehen solche auch zwischen den Zentriolen.

Das chromatische Fadennetz wandelt sich unter allmählicher Lösung oder Einziehung der seitlichen Verbindungen in einen dünnen, einzigen Faden um, der zu einem dichten Knäuel (*2*), Spirem, aufgewunden erscheint. Dieser Faden glättet sich allmählich ganz und besteht bei den meisten Amphibien aus einzelnen, gleich großen Körnern (Pfitzner); er wird dicker und dabei lockerer in seiner Anordnung (lockerer Knäuel, *3*). Währenddessen haben sich die Kernkörperchen aufgelöst und ist auch die Kernmembran nahezu verschwunden, weshalb die ersten Beobachter von einer Lösung des Kernes (Karyolyse[1]), Schneider) sprachen.

Bevor noch die Kernmembran aufgelöst ist, läßt das Liningerüst eine Richtung gegen die Zentriolen erkennen.

Weiterhin (*4*) zerbricht der Faden in eine Anzahl von Schleifen, Chromosomen, welche bei den Amphibien ziemlich lange sind und einen deutlichen Scheitel besitzen. Bei anderen Tieren können sie mehr die Form von Stäbchen oder gar Körnern zeigen. Ihre Zahl ist fast immer eine gerade und für ein und denselben Organismus ziemlich konstant; sie wird beim Menschen, Frosch, Salamander, Forelle, Helix (Weinbergschnecke) mit 24 angenommen, bei Torpedo, beim Seeigel kommen 36—38 vor, bei einem Krebs (Artemia salina) 168, bei der Ratte nur etwa 16; die niederste Zahl beträgt 2 (beim Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala univalens), die höchste über 1000 (bei Protozoen).

In den Körperzellen sind sie zur Hälfte männlichen, zur Hälfte weiblichen Ursprunges.

Diese Schleifen ordnen sich zu einem Stern in einer Ebene senkrecht zur Verbindungslinie der Zentriolen, der sog. Spindelachse an, und zwar so, daß die Schleifenscheitel alle gegen die Mitte gerichtet sind (*5*). Diese Äquatorialebene ist zugleich die künftige Teilungsebene. Man bezeichnet diese Anordnung als Mutterstern, seine Profilansicht als Äquatorialplatte (Flemming).

Unterdessen hat sich die achromatische Strahlenfigur so ausgebildet, daß die Verbindungsfäden von einem Zentriol zwischen den Scheiteln der chromatischen Schleifen zum anderen ziehen (Zentralspindel).

Außerdem gehen aber auch Fäden oder Strahlen von den Zentriolen an die einzelnen Schleifen heran (Spindelfasern). So entsteht eine chromatische Spindelfigur, welche in der Seitenansicht von der Äquatorialplatte halbiert wird.

Manche Autoren (Van Beneden, M. Heidenhain u. a.) halten die Fäden der Spindel- und Polstrahlung für reelle Zugfasern, die eine aktive Kontraktilität besäßen; wahrscheinlicher handelt es sich aber um Strömungsfiguren.

Diese Vorgänge, welche zur Bildung des Muttersternes führen, werden als Prophase bezeichnet.

Wenn sich die Spindelfasern an die Schleifen ansetzen, ist auch schon ein eigentümlicher Vorgang an letzteren erfolgt, nämlich eine Längsspaltung (Fig. 61, *6*), welche zur Verdopplung der Schleifenanzahl unter gleichzeitiger Halbierung ihrer Masse führt.

Weiter folgt eine eigentümliche Bewegung — weshalb dieser ganze Zellteilungsvorgang als Karyokinese (Schleicher) bezeichnet worden ist, während ihn Flemming, wegen der deutlich werdenden Fadenfiguren, Mitose genannt hat —, ein Auseinanderrücken der geteilten Schleifen in entgegengesetzter Richtung, die Metakinese. Sie betrifft zunächst die Schleifenscheitel, welche sich den Zentriolen nähern unter gleichzeitiger Verkürzung der an ihnen haftenden achromatischen Fäden, so daß im Profil eine Tonnenfigur (*7*) entsteht. Endlich rücken auch die äußeren Schleifenenden auseinander, wodurch sich die chromatische Substanz in jeder Zellhälfte als Tochterstern oder Äquatorialplatte gruppiert, eine Figur, die man als Diaster (*8*)

1) Heute versteht man darunter etwas anderes. Siehe S. 59.

bezeichnet. Jeder dieser Tochtersterne geht nun eine rückläufige Umwandlung, die Anaphase, ein, welche durch das Stadium des Dispirems schließlich zur Ausbildung eines ruhenden Tochterkernes mit allen seinen Charakteren führt (Telophase).

Während der Anaphase setzt auch die Teilung des Zelleibes (Zytodiärese, Henneguy) ein, indem in der Äquatorialebene eine ringförmige Furche auftritt, welche immer tiefer einschneidet und endlich die beiden Zellhälften vollständig trennt. Kurz zuvor ist in der zukünftigen Trennungsebene die zusammengedrängte Zentralspindel mit einer Reihe knötchenartiger Verdickungen der Fasern sichtbar, welche als Zwischenkörper (Flemming) bezeichnet werden und ein Analogon der Zellplatte bei der Teilung pflanzlicher Zellen darstellen.

So deutlich an diesem Objekt das Verhalten der chromatischen Substanz und der Zweck ihrer komplizierten Umformungen und Verschiebungen, nämlich die massengleiche Zweiteilung, erkannt werden kann, so schwer sind die Vorgänge an der achromatischen zu verfolgen. Diese wurden erst an Ei- und Samenzellen verschiedener Tiere, besonders wirbelloser, genauer erkannt.

Bei diesen, wie z. B. in den Eiern einer Seeturbellarie (Thysanozoon Brocchii), sind die achromatischen Strahlenfiguren und der Zentralkörper sehr deutlich entwickelt, während die chromatische Substanz die Form unscheinbarer Körnchen (Fig. 62) besitzt. Der große, kugelige Zentralkörper schließt das Zentriol ein, welches nur bei bestimmter Behandlung deutlich wird. Um den Zentralkörper (der auch als Zyto-, Astro-, Mikrozentrum, Zentrosoma bezeichnet worden ist) sieht man die Polstrahlung, deren Radien teils bis an die Eioberfläche reichen, teils in der Äquatorebene sich überschneiden. Zwischen den Zentralkörpern spannen sich durchgehende Fasern, die Zentralspindel und Fasern, die sich an die Chromosomen ansetzen oder diese einhüllen, die Mantelfasern aus.

Fig. 62. Ei von Thysanozoon Brocchii (eine Meeres-Turbellarie) mit deutlicher Strahlenfigur (erste Furchungsteilung) Präp. v. Prof. Dr. O. Van der Stricht. *Ch* Chromosomen; *Mi* Mikrozentrum (Zentrosoma, welches das Zentriol [in der Figur nicht sichtbar] enthält) mit Polstrahlung ringsum; *CSp* Zentralspindel; *Mf* Mantelfasern; *D* Dotterkörner. V. 500.

Aber auch die Samenzellen zeigen deutlich Spindelfiguren (Fig. 518), ehe sie sich zu den Samenfäden umwandeln. Man hat diese Teilungen als Reifungsteilung bezeichnet, die sich auch an den Eizellen abspielt.

Diese Reifungsteilungen, sowie der Vorgang der Vereinigung von Spermium und Eizelle (Amphimixis), welcher die eigentliche Befruchtung darstellt und zur ersten Furchungsteilung führt, sind von besonderem Interesse für das Verständnis der Mitose geworden, so daß hier kurz darauf eingegangen werden muß.

Das klassische Objekt für das Studium der Befruchtungsvorgänge ist der Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) durch die Untersuchungen von Van Beneden, Boveri, Brauer u. a. geworden. Hier kann man diese Vorgänge leicht der Reihe nach verfolgen, weil im Uterus des Tieres die verschiedenen Entwicklungsstadien der Eier wohlgeordnet sind. Auch sind diese Eizellen durch besondere Größe und Deutlichkeit der Zentralkörper, deren Teilung hier beobachtet werden kann, und durch geringe Anzahl der Chromosomen ausgezeichnet. Diese betragen bei einer Art (A. m. bivalens) vier, bei einer anderen, die erst durch diese Studien erkannt wurde, gar nur zwei (A. m. univalens).

Bevor der Kern der Eizelle sich mit dem aus dem Spermium hervorgehenden vereinigt, stößt die Eizelle einen Teil ihres Chromatins und Protoplasmas aus, indem sie sich zweimal rasch nacheinander teilt. Während bei jeder dieser Teilungen die Masse des Chromatins halbiert wird, so daß schließlich nur der vierte Teil des ursprünglichen Chromatins im Ei bleibt — weshalb man auch von einer Reduktionsteilung spricht —, schnürt sich vom Protoplasma jedesmal nur ein ganz geringer Teil ab.

Der Vorgang gestaltet sich so, daß der ursprünglich in der Mitte der Eizelle liegende Kern, nachdem sich seine Chromosomen in zwei Vierergruppen angeordnet haben und das Spermium eingedrungen ist (Fig. 63, *1*), an die Eioberfläche rückt. Unter Verschwinden der Kernmembran entsteht eine Spindel ohne Zentrosomen und Polstrahlung, deren Achse sich radiär einstellt, die erste Richtungsspindel (*2*).

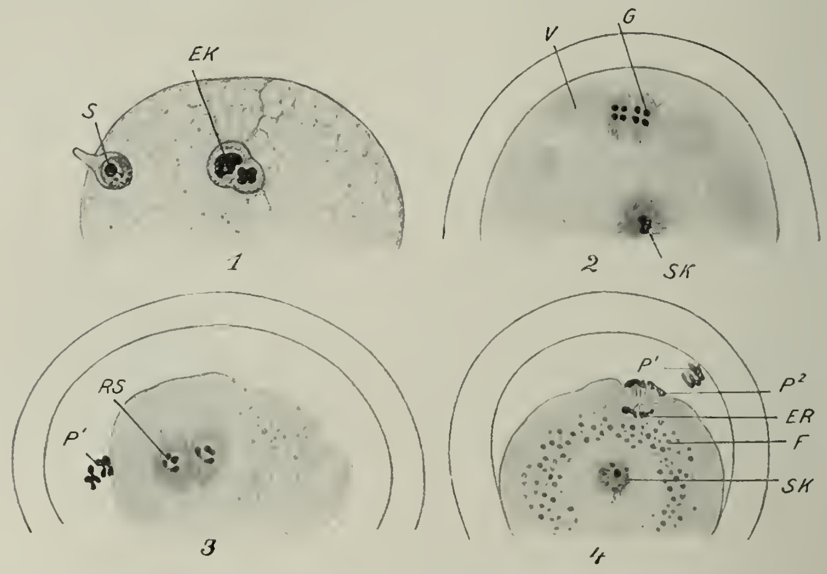


Fig. 63. Befruchtungsvorgang (Richtungskörperbildung) bei Ascaris megalocephala. *1* Eindringen des Spermiums *2* Emporrücken des Eikerns und seine Umwandlung zur Garbenfigur (I. Richtungsspindel, *2* Tetraden). *3* I. Polkörperchen abgeschnürt, II. Richtungsspindel; *4* Abschnürung des II. Polkörperchens. *EK* Eikern; *ER* Eikernrest (ergänzt, da er durch den Schnitt abgetragen war); *F* Fettröpfchen (Osmiumsäure-Schwärzung); *G* Garbenfigur; P^1, P^2 I. und II. Polkörperchen; *RS* II. Richtungsspindel; *S* Spermium; *SK* Spermakern; *V* Vakuolen. V. 500.

Sie teilt sich und stößt vier, also die Hälfte der Chromosomen mit wenig Protoplasma ab, so daß eine kleine, rudimentäre Zelle (Polozyte) an der Oberfläche der großen Eizelle zu liegen kommt, das erste Richtungs- oder Polkörperchen (*3*, *P'*).

Ohne daß der restliche Kern zur Ruhe kommt, wiederholt sich der Vorgang, es bildet sich die kleinere, zweite Richtungsspindel (*4*), und abermals wird die Hälfte der Chromosomen, zwei, mit wenig Protoplasma als zweites Richtungs- oder Polkörperchen abgeschnürt, so daß schließlich der Eikern nur mehr zwei Chromosomen besitzt. Diese bilden sich wieder zu einem Kern um, indem sie sich mit einer Kernmembran umgeben und zu feineren und gröberen Körnern (Chromiolen) auflösen, die durch Lininfäden verbunden werden.

So entsteht der weibliche Vorkern, der wieder in die Tiefe rückt und weder Zentralkörper noch Sphäre besitzt.

Aus dem in das Ei eingedrungenen Spermium ist, nach Auflösung seines Krystallkegels (s. S. 426) unterdessen ebenfalls ein Kern, der männliche Vorkern oder

Spermakern geworden, außerdem aber noch eine Sphäre mit Zentralkörper. Dieser entsteht als kleinstes Kügelchen, wächst aber zu einer großen Kugel heran, innerhalb welcher sich wieder ein feines Körnchen, das Zentriol, differenziert. Die enge an

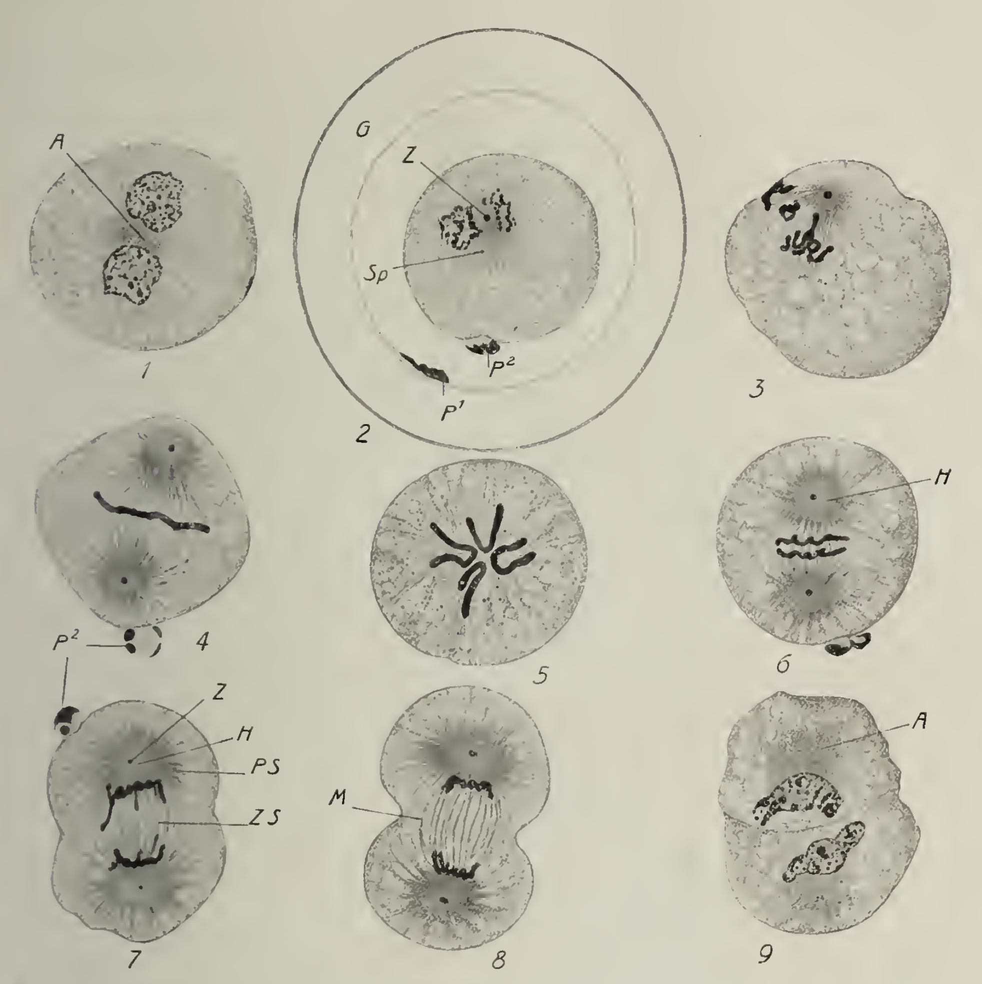


Fig. 64. Teilung der Eizelle (erste Furchungsteilung) von Ascaris megalocephala bivalens. Die Gallerthülle des Eies ist nur in *2* gezeichnet, *G*, sonst weggelassen. *1* männlicher und weiblicher Vorkern nach Ausstoßung der Polkörper *A* Archoplasma, in dem der Zentralkörper nicht sichtbar ist; *2* und *3* Umwandlung der Vorkerne in je ein chromatisches Schleifenpaar, Auftreten der Strahlung (Sphäre *Sp*) und Zentralkörper *Z*; P^1 und P^2 *1.* und *2.* Polkörperchen; *4* und *5* Mutterstern, *4* im Profil (Äquatorialplatte) mit voll entwickelter Spindel, *5* von der Fläche; *6*, *7*, *8* drei aufeinanderfolgende Stadien der Metakinese; *9* vollendete Teilung, Kerne wieder in Ruhe; *H* heller Hof um das Zentrosom; *ZS* Zentralspindel; *M* Mantelfasern. Nach Präparaten von Cerfontaine. V. 740.

einander gelagerten Vorkerne gleichen sich so sehr (Fig. 64, *1*), daß sie nicht zu unterscheiden sind.

Nun teilen sich Zentralkörper und Sphäre (*2*), und gleichzeitig wandelt sich jeder Vorkern in ein chromatisches Schleifenpaar (*3*) um. Diese Schleifenpaare ordnen sich in der Äquatorialebene der unterdessen entstandenen Spindel zum Mutterstern (*5*), bilden im Profil eine Äquatorialplatte (*4*). An die Pole der Spindel, welche man als erste Furchungsspindel bezeichnet, sind die geteilten Zentralkörper mit ihren Pol-

strahlungen (Spermasphären) gerückt. Die Schleifen spalten sich der Länge nach, und bei der Metakinese (*6*) erhält nun jeder Tochterkern je zwei männliche und weibliche Schleifen, also sowohl väterliches als mütterliches Chromatin. Daraus muß man schließen, daß die Zellkerne bei der Vererbung der spezifischen Eigenschaften eines Organismus eine wesentliche Rolle spielen.

Wie in neuester Zeit gezeigt wurde, kommt dabei aber auch den Plastosomen eine Bedeutung zu, indem mit dem Spermium auch eine Aussaat männlicher Plastosomen im Ei erfolgt. Sie sollen aus dem Mittelstück des Spermiums entstehen und sich mit den weiblichen vermischen oder mit ihnen verschmelzen (Meves).

Wenn die Teilungshälften auseinander rücken, tritt am Zelleib eine äquatoriale Furche auf (*7*, *8*), welche schließlich zur Durchschnürung und Zweiteilung des Eies führt (*9*). Die Chromatinfäden jedes Tochterkernes quellen dann auf, verteilen sich wieder in Form feiner Körner, die durch Lininfäden verbunden bleiben, so daß schließlich ein gelappter Kern entsteht (*9*), der in der Anzahl seiner lappigen Fortsätze noch das Hervorgehen aus vier Schleifen erkennen läßt.

Im wesentlichen ähnlich gestaltet sich der Befruchtungsvorgang auch bei den Säugetieren, wo er, besonders bei der Maus (Sobotta), genauer untersucht worden ist. Hier wird das erste Richtungskörperchen noch im Eierstock ausgestoßen, doch unterbleibt diese Ausstoßung in der Mehrzahl der Fälle.

Die große Spindel tritt anfangs tangential auf, dreht sich dann aber, so daß sie fast radiär zu stehen kommt. Das zweite, meist einzige Richtungskörperchen, dessen Spindel viel kleiner ist, wird erst nachdem das Spermium eingedrungen ist, im Eileiter abgeschnürt. Sphäre und Zentralkörper entwickeln sich aus dem Verbindungsstück des Samenfadens. Aus jedem Vorkern entsteht bei der Maus ein einziger langer Chromatinfaden, der dann in 16 Schleifen zerbricht.

Über die Rolle, welche die Spindelfasern bei der Mitose spielen, bestehen, wie schon angedeutet wurde, verschiedene Ansichten.

Man hat die Vorgänge bei der mitotischen Kernteilung auch mit elektrischen oder magnetischen Kraftfiguren verglichen. Daß es sich aber nicht um eine Polarität in diesem Sinne handelt, geht daraus hervor, daß man ausnahmsweise auch mehrpolige Mitosen (pluripolare, auch Polymitosen) beobachtet hat. So besonders unter pathologischen Verhältnissen, aber auch normalerweise bei Megakaryozyten.

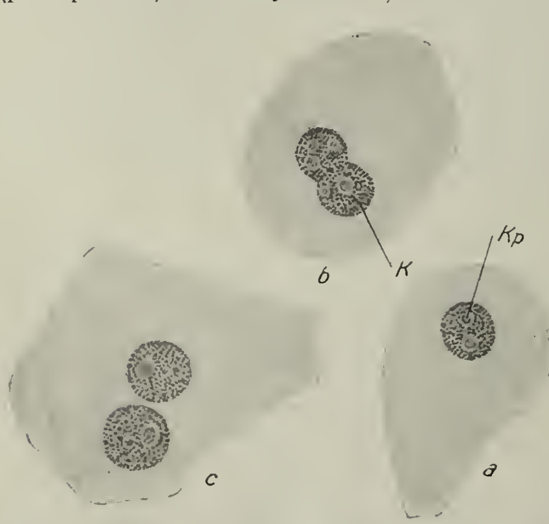


Fig. 65. Amitotische Kernteilung. Blasenepithel der Maus. *a* geteiltes Kernkörperchen *Kp*; *b* Einschnürung des Kerns *K*; *c* zweikernige Zelle. V. 500.

Außer dieser indirekten oder mitotischen Teilung kommt in geringem Ausmaße auch eine direkte oder amitotische Teilung vor.

Nach der älteren Vorstellung sollte sie so vor sich gehen, daß sich zuerst das Kernkörperchen einer Zelle hantelförmig auszieht, dann in der verdünnten Mitte durchschnürt, wodurch zwei Kernkörperchen entstehen (Fig. 65, *a*); darauf sollte sich derselbe Vorgang am Kern (*b*, *c*) und endlich am Zellleib wiederholen (Schema von Remak-R. Virchow). Dabei zeigt das Chromatin keine wesentliche Umordnung und kann doch eine gleichmäßige Teilung erfahren.

Allerdings kann dieser Vorgang auch mehr unter dem Bilde einer Sprossung oder Abschnürung vor sich gehen und zur Kernfragmentierung, zur Entstehung mehrerer ungleich großer Kerne hinüberführen.

Diesem Vorgang folgt aber nur in seltenen Fällen wirklich auch eine Zellteilung; diese unterbleibt meistens, und so entstehen durch Amitose in der Regel nur zwei oder mehrkernige Zellen. Sie findet sich oft in Geweben, welche dem Untergange geweiht sind (Eihüllen, Dezidua, Oberhaut bei der Häutung) oder unter pathologischen Verhältnissen, weshalb man in ihr selbst einen Vorgang erblicken wollte, der nicht mehr zur physiologischen Vermehrung oder Neubildung der Zellen führen kann, ja ein Zeichen des Zugrundegehens der betreffenden Zellen sein sollte.

Nun findet man aber viele, durch Amitose zweikernig gewordene Zellen, wie z. B. in der Leber, die Belegzellen der Magendrüsen, im Pigmentepithel der Retina, in Knorpelzellen usw., welchen gewiß eine lange Lebensdauer zugesprochen werden kann. Da es sich häufig um sehr große Zellen handelt, wird man in dieser amitotischen Kernvermehrung lediglich die Herstellung eines besseren Verhältnisses zwischen Kern- und Protoplasmamasse (Kern-Plasmarelation) sehen können.

Andererseits hat man Fälle kennen gelernt, wo durch Amitose lebensfähige Zellen geliefert werden (in Keimblättern, Patterson; Mesenchymzellen von Embryonen, Maximow) und wo sich an die amitotischen Vorgänge wieder echte Mitose anschloß.

Auch durch gewisse künstliche Eingriffe (Abkühlung, Äther) kann man Kerne zur direkten Teilung veranlassen und an den Teilprodukten nach Aufhören der Schädigung wieder mitotische Vorgänge sich abspielen sehen. Endlich hat man Übergänge zwischen Amitose und Mitose mit Veränderungen im Kerngerüst, Auftreten achromatischer Verbindungsbrücken zwischen den auseinander weichenden Kernen kennen gelernt (Löwit an Leukozyten, Nemiloff am Blasenepithel der Maus), so daß man in der Amitose einen Teilungsvorgang sehen muß, welcher meist zwar nur mehrkernige Zellen liefert, in seltenen Fällen und unter besonderen, nicht immer gekannten Verhältnissen an Stelle der Mitose treten oder mit ihr abwechseln kann.

Die einfachen Gewebe im engeren Sinne.

Man hat auch das Blut als »Gewebe« (mit flüssiger Zwischensubstanz) bezeichnet, doch hat dies höchstens eine scholastische Bedeutung. Als Gewebe können, schon dem Namen nach, nur Zellen oder Zellderivate, die sich in mehr oder minder festem Verbande befinden, bezeichnet werden.

Man hat die Gewebe von verschiedenen Gesichtspunkten aus einzuteilen versucht: von physiologischen, morphologischen und genetischen. Am zweckmäßigsten muß die Einteilung vom physiologischen Standpunkt aus erachtet werden, da sowohl die nach rein morphologischen (nach der Form der Elementarteile, wie sie z. B. Schwann und Henle versucht haben), als nach entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten (Zugehörigkeit zu den Keimblättern) zu unnatürlichen Gruppierungen führen.

Vom physiologischen oder funktionellen Standpunkte teilt man die Gewebe ein in:

1. Deck- oder Epithelgewebe, wozu auch das Drüsengewebe, das genetisch damit zusammenhängt, und die Produkte des Epithels (feste Abscheidungen, Kutikularsubstanzen und Verhornungen) gehören.

2. Binde- und Stützsubstanzen (mechanische Gewebe); sie bilden die Grundlage des Skelettes, verbinden dessen einzelne Teile, dienen zur Stütze und Umhüllung der höheren animalen Gewebe und als Träger der Blutgefäße.

3. Muskelgewebe oder kontraktile Substanz, charakterisiert durch faserartige Zellen, welche sich auf Reizung verkürzen und dadurch mechanische Leistungen vollführen.

4. Nervengewebe, nervöse Substanz, die höchst differenzierte Form, welche nicht nur Empfindungen und Erregungen vermittelt, aufnimmt und weiterleitet, sondern auch Grundlage der psychischen Vorgänge ist.

Die letzten zwei Gruppen, die man auch als animale den vegetativen, d. h. pflanzenähnlichen gegenüberstellt, bestehen niemals aus Elementarteilen allein, sondern sind immer in Verbindung mit teils epithelialen, teils bindegewebigen Elementen. Sie sind also gemischte Gewebe, während erstere als einfache auftreten.

1. Das Epithelgewebe.

Das Epithelgewebe[1]) bildet Zellverbände, welche die freie Körperoberfläche, die Oberfläche der an dieser mündenden Höhlen bedecken, endlich geschlossene Hohlräume des Körpers auskleiden.

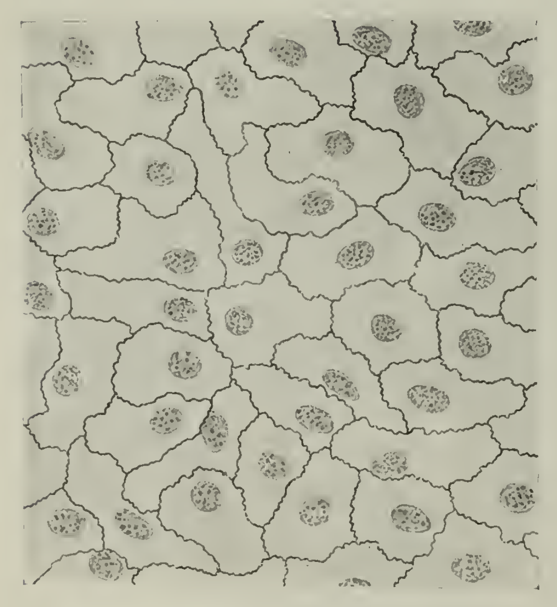


Fig. 66. Versilbertes Epithel des Mesenteriums. Frosch V. 380.

Das Epithelgewebe senkt sich auch von der Haut- oder Schleimhautoberfläche in die Tiefe in Form einfacher oder komplizierter Zellschläuche und -blasen; es bildet den Hauptbestandteil der Drüsen. Es erhebt sich aber auch über die Haut- und Schleimhautoberfläche in Form verhornter Anhänge (Haare, Nägel, Federn usw.) oder zahnartiger Bildungen bei niederen Wirbeltieren.

Die zellige Auskleidung geschlossener Höhlen, die auch im Laufe der Entwicklung niemals mit der freien Körperoberfläche zusammenhingen (seröse Höhlen, Blut- und Lymphgefäße, Schleimbeutel, Sehnenscheiden, vordere Augenkammer, perilymphatische Räume usw.) hat man als Endothel bezeichnet (W. His). Die Endothelien sollten nicht nur morphologisch, sondern auch histogenetisch von den Epithelien verschieden sein.

In morphologischer Hinsicht bieten sie in der Tat eine gewisse Einförmigkeit, indem sie stets einfache Lagen stark abgeflachter Zellen darstellen, welche vielfach mit buchtigen oder welligen Umrissen ineinander greifen (Fig. 66).

Dagegen ist eine scharfe Sonderung in genetischer und funktioneller Hinsicht nicht möglich. Wenn auch die Mehrzahl der echten Epithelien aus den primären Grenzblättern der Embryonalanlage ihren Ursprung nehmen (ekto- und entodermales Epithel), so liefert das mittlere Keimblatt zweifellos auch echte — mesodermale — Epithelien (Urogenitalapparat). Andererseits besitzen auch die Auskleidungen der Schleimbeutel und Gelenkhöhlen eine sekretorische Funktion, wie sie echten Epithelien zukommt.

In den sekundär im Bindegewebe entstehenden Spalträumen kann man allerdings Übergänge zwischen den Deckzellen und Bindegewebszellen sehen, was bei echten Epithelien niemals der Fall

1) Von ἐπί, auf und θηλή, die Warze. Zuerst für den Überzug der Brustwarze, dann der Lippen- und Mundhöhlenwärzchen von Ruysch (1703) angewendet.

ist; zu letzteren, und zwar zu der mesodermalen Gruppe, muß man aber auch das sog. Endothel des Bauchfells und der Mesenterien als direkte Abkömmlinge der ursprünglichen Furchungszellen rechnen. Dagegen wäre eine eigene Bezeichnung für die Auskleidung der erstgenannten Binnenräume wohl gerechtfertigt; man könnte sie als desmales oder mesenchymales Epithel bezeichnen und den auch sprachlich nicht sehr glücklichen Ausdruck Endothel ganz fallen lassen.

Die Epithelien sind von ihrer Unterlage stets scharf getrennt (mit Ausnahme des Ependyms) und besitzen ihr gegenüber ein selbständiges Wachstum.

Der Umstand, daß die Epithelien nur aus Zellen bestehen, läßt sie als ein Gewebe erscheinen, das den embryonalen Charakter am deutlichsten bewahrt hat; in der Tat bieten viele Epithelien eine große Ähnlichkeit mit den Keimblättern (Fig. 67 u. 68), jedoch nur in morphologischer Hinsicht.

Ein weiteres Merkmal des Epithelgewebes ist seine Gefäßlosigkeit; es gibt nur wenige Beispiele von Gefäßen im Epithel (s. u.).

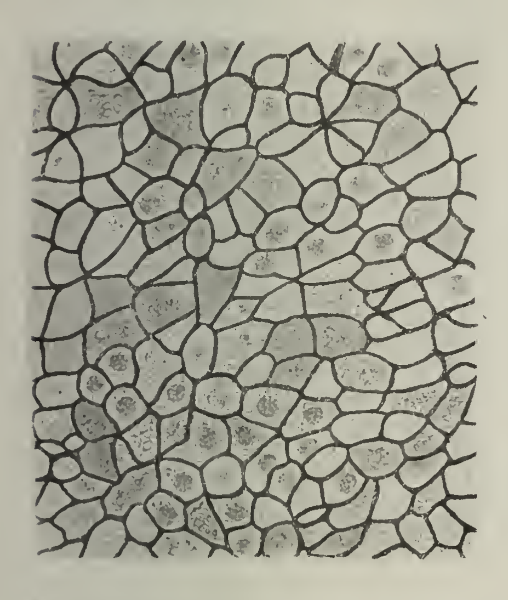


Fig. 67. Versilberte, bebrütete Keimscheibe vom Huhn. Epithelartige Anordnung der Ektodermzellen. In einigen die Kerne sichtbar. V. 380.

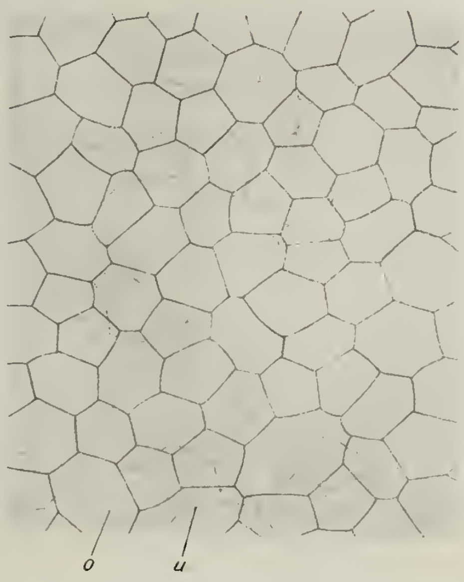


Fig. 68. Versilbertes vorderes Hornhautepithel. Frosch. Flächenansicht. *o* oberflächliche Zellage; *u* darunterliegende, durchschimmernd. V. 380.

Untereinander sind die Epithelzellen auf verschiedene Weise verbunden; entweder durch eine weiche, für körperliche Elemente durchgängige, wahrscheinlich zähflüssige Kittsubstanz in Form der sog. Schluß- oder Kittleisten; diese verbinden aber stets nur die freien Enden und nicht die ganzen Flächen benachbarter Zellen. Oder sie sind durch protoplasmatische Fäden, die brückenartig, aber kontinuierlich von einer Zelle zur anderen ziehen — sog. Interzellularbrücken — verbunden. Der übrigbleibende Raum zwischen den Zellen wird von der eiweißhaltigen Ernährungsflüssigkeit erfüllt, die früher vielfach als »Kittsubstanz« gedeutet worden ist.

Diese ziemlich feste Verbindung, sowie die weiche, protoplasmatische Beschaffenheit der Zellen, soweit sie nicht verhornt sind, macht es unmöglich, die frischen Zellen mit Erhaltung ihrer Form zu isolieren. Wohl aber kann man am lebenden Epithel die Zellgrenzen durch Silbernitrat deutlich machen (Fig. 66—68); dieses dringt nur in die Zwischenräume zwischen den Zellen, nicht in diese selbst ein und läßt nach der Reduktion die Zellgrenzen als schwarze Linien deutlich hervortreten. Dies genügt

aber nicht, um eine richtige Vorstellung von der Form der Epithelzellen zu erhalten. Auch an Schnitten kann diese niemals festgestellt werden, sondern nur an den isolierten Zellen.

Um solche zu erhalten, muß man Mittel anwenden, welche einerseits die Zellkörper etwas erhärten, andererseits ihre Verbindung lösen. Dazu dienen 33 %iger Alkohol (sog. Drittelalkohol), 10 %ige Kochsalzlösung (besonders für Wirbellose), Müllers Flüssigkeit und andere sog. Mazerationsflüssigkeiten.

Nach der Form der Zellen unterscheidet man Platten- (auch Pflaster-) (Fig. 69, *1—3*) und Zylinderepithel (*5—7*). Zwischen beiden steht das kubische Epithel

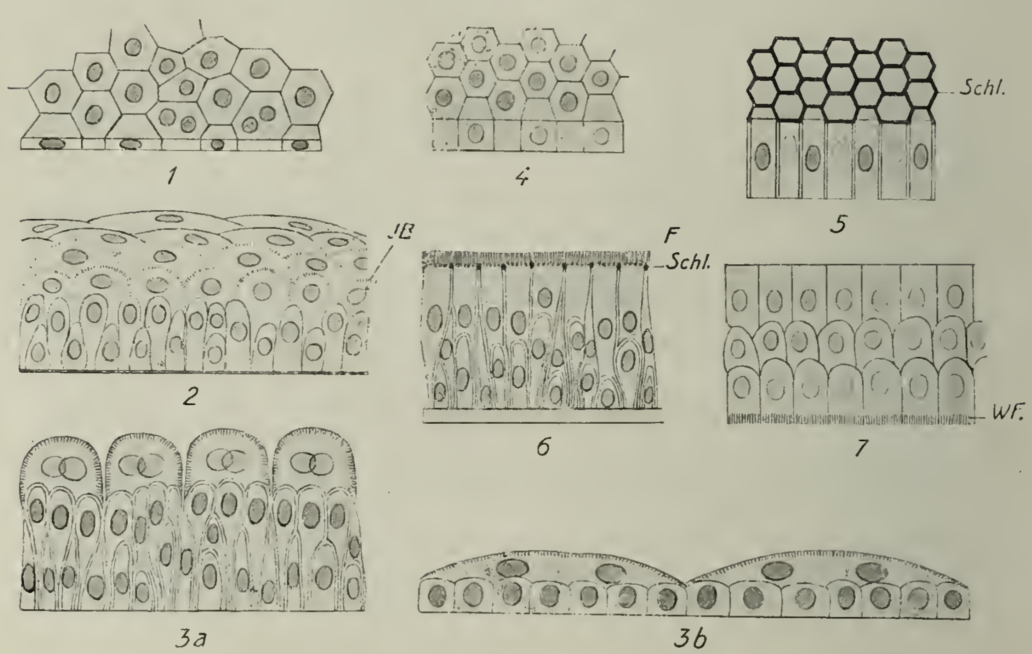


Fig. 69. Schemata der verschiedenen Epithelformen. *1* einfaches Plattenepithel; *2* geschichtetes Pflasterepithel; *JB* Interzellularbrücken: *3a* Übergangsepithel einer kontrahierten, *3b* einer dilatierten Blase; *4* kubisches Epithel; *5* einfaches Zylinderepithel; *Schl* Schlußleistengitter von der Fläche; *6* mehrreihiges flimmerndes Zylinderepithel; *Schl* Schlußleisten im Durchschnitt; *F* Kinocilien; *7* geschichtetes Zylinderepithel; *WF* Haftfasern. Die Figuren der ersten Reihe geben Profil- und Flächenansicht, die übrigen nur die Profilansicht.

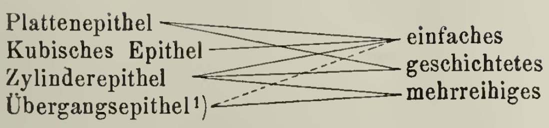
(*4*); als Übergangsepithel (Henle) (*3a*, *3b*) hat man das Epithel der ableitenden Harnwege bis zum Beginn der Harnröhre bezeichnet[1]).

Nach dem Aufbau der Zellen unterscheidet man wieder einfache und geschichtete Epithelien. Bei ersteren sitzen sämtliche Zellen der Basalmembran auf und erreichen auch alle die Oberfläche: bei letzteren sitzen nur die tiefsten Lagen der Basalmembran auf und werden von den höheren Lagen überdeckt.

Von beiden Formen hat man die mehrreihigen (auch mehrzeiligen) Epithelien getrennt, bei denen wohl alle Zellen der Basalmembran aufsitzen, aber nicht alle die Oberfläche erreichen (Fig. 69, *6*).

1) In Epithelien, welche Hohlräume von veränderlichem Volumen auskleiden, können die Zellen, je nach dem Füllungszustande des Organs, bald mehr prismatische (zylindrische), bald stark abgeplattete Formen annehmen; die eine Form kann in die andere übergehen.

Die Beziehungen dieser beiden Einteilungsprinzipien sind aus folgendem Schema ersichtlich:



Eine ganz andere Einteilung der Epithelien hat F. Merkel (1908) gegeben, die einerseits auf die Dicke des von den Zellen gebildeten Häutchens (δέρμα), andererseits auf die Form und Anordnung der Zellen Rücksicht nimmt. Demnach bezeichnet er als leptodermales Epithel (λεπτός, zart, fein) die dünnsten Plattenepithelien und das sog. Endothel; als metriodermales (μέτριος, mäßig) dickere Plattenepithelien und das kubische Epithel; als bathydermales (βαθύς, tief oder hoch) das Zylinderepithel. Sämtliche Formen sind gleichzeitig isomorph, d. h. enthalten je nur Zellen von einer Gestalt. Dagegen bezeichnet er die Epithelien mit verschiedenen Zellformen als anisomorph und trennt sie in geschichtete und bodenständige (d. h. mehrreihige).

Am verbreitetsten im menschlichen und tierischen Organismus ist das Plattenepithel.

1. Das einfache Plattenepithel (isomorphes leptodermales E.), wozu auch alle sog. Endothelien zu rechnen wären, besteht aus polygonalen (Fig. 69, *1*) oder unregelmäßig, nach Art der sog. Geduldspielsteine gestalteten (Fig. 66), stark abgeflachten Zellen, welche einen, in manchen Fällen (Perikardialepithel der Katze u. a.) mehrere bis viele kugelige oder ovale Kerne besitzen.

Es kleidet das häutige Gehörlabyrinth aus (mit Ausnahme der Nervenendstellen), die Alveolen der Lunge, das rete testis, in der Niere die Malpighischen Knäuel und die engen Schleifenschenkel.

Als Typus dieser Epithelform wird vielfach das Pigmentepithel der Retina angeführt und in den Übungen (aus technischen Gründen) verwendet. Es läßt sich sehr leicht aus in Müllers Flüssigkeit gehärteten Augen in Form größerer und kleinerer zusammenhängender Häutchen gewinnen, die einfach in Glyzerin-Wasser untersucht, ein zierliches Mosaik von 5- bis 7seitigen Platten zeigen (Fig. 70).

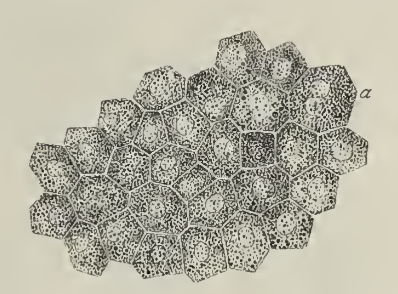


Fig. 70. Pigmentepithel der Retina vom hinteren Teil des Auges. Müllers Flüssigkeit. Von der Chorioidea in kleinen Stücken abgelöst. Ungefärbt in Glyzerin. Zellen von sehr verschiedenartiger Form, die Neurokeratinschicht zwischen den Zellen hell, bei *a* eine große zweikernige Zelle. V. 325. (v. E.)

Manche dieser Platten fallen durch ihre Größe auf und besitzen dann meist zwei Kerne, die als helle Lücken hervortreten, während der übrige Zellleib bis auf einen schmalen Rand mit kleinsten bräunlichen Pigment- (sog. Fuscin-) Stäbchen und -Kügelchen erfüllt ist. Aus diesem Grunde treten auch die Zellgrenzen ohne weitere Präparation scharf hervor. In Wirklichkeit besitzen aber diese Zellen lange Fortsätze, die am Isolationspräparat allerdings abreißen, und können am Schnitt in situ unter Umständen (siehe Sehorgan S. 470 u. f.) wie hohe Zylinder bzw. Prismen erscheinen.

Die Deckzellen der serösen Häute tragen an ihrer freien Oberfläche einen dichten Härchenbesatz auf einer festeren Grenzschicht (Kutikula), unter welcher die weichen protoplasmatischen Körper durch Interzellularbrücken direkt zusammenhängen. Versilbert man das hintere Hornhautepithel, so treten die Grenzen als schwarze, aber

[1] Als einfache Übergangsepithelien könnten solche einschichtige Auskleidungen von Hohlräumen mit veränderlichem Volumen bezeichnet werden, in denen die Zellform zwischen Platte und niedrigem Prisma wechselt (z. B. die Auskleidung der Lungenalveolen, der Pars membranacea urethrae, des Rete testis und mancher Gefäßräume).

vielfach durch feine Zacken und Stacheln unterbrochene Linien hervor. Mittels letzterer sind die Zellplatten an ihren Rändern verbunden.

Zwischen den Zellplatten der mesodermalen Pleuroperitoneal- und Gefäßepithelien befinden sich häufig kleine Lücken, die man als Stigmata und Stomata bezeichnet hat.

2. Das geschichtete Plattenepithel (geschichtetes anisomorphes E.) besitzt die größte Verbreitung. Es bedeckt als Epidermis die ganze Körperoberfläche, die vordere Fläche der Hornhaut, die Bindehaut des Augapfels und teilweise die der Lider; es kleidet aus: den äußeren Gehörgang und die Tränenkanälchen, die Mundhöhle und den Pharynx (mit Ausnahme des obersten Teiles), die Speiseröhre bis zur Kardia, den After; es bedeckt den Kehldeckel, die ary-epiglottischen Falten, die wahren Stimmbänder, die Scheide, den Scheidenvorhof und die Schamlippen; die Eichel des Penis und die Fossa navicularis.

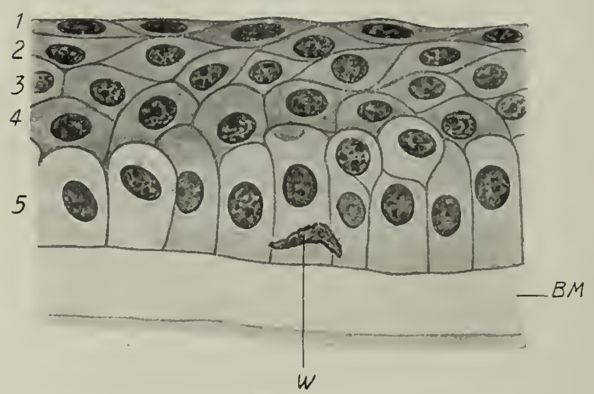


Fig. 71. Hornhautepithel des Menschen (exstirpiertes Auge) am senkrechten Durchschnitt. Formalin. 1—5 die fünf Zellagen; BM Bowmansche Membran. W Wanderzelle. V. 740.

Am besten untersucht ist das vordere Hornhautepithel (Fig. 71), da es wegen seiner unveränderlichen, papillenlosen Grundfläche am leichtesten die gegenseitige Bedingtheit der Zellformen erkennen läßt.

Die tiefste Schichte der Zellen, die sog. Fußzellen, besitzen im allgemeinen eine kegel- oder pyramidenförmige Gestalt (Fig. 72, *a*), doch lassen sie an ihrer Oberfläche Druckspuren von den benachbarten Zellen (seichte Nischen, Facetten) erkennen; dann folgen die Keulenzellen (Fig. 72, *b*), welche mit dünnem, ausgezogenem Teil noch die Basalfläche erreichen, während ein verdickter, abgerundeter Teil, welcher den Kern enthält, die benachbarten Fußzellen überragt.

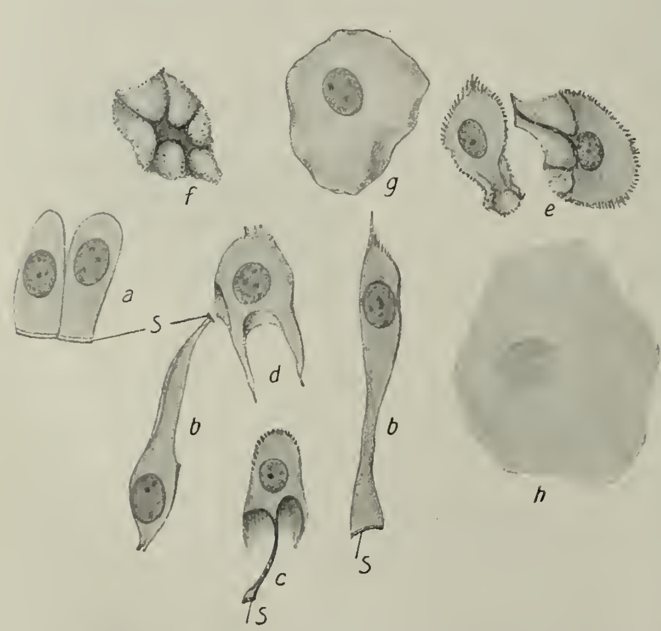


Fig. 72. Isolierte Formen des geschichteten Pflasterepithels der Hornhaut. Ochs. Müllers Fl. *a* Fußzellen; *S* Kutikularsaum; *b* Keulenzellen (eine) verkehrt); *c* Flügelzelle noch bis an die Basis reichend; *d* höher gelegene; *e* Stachelzellen im Profil; *f* von der Fläche; *g* höher gelegene Plattenzelle; *h* oberflächliche Deckzelle. V. 740.

Diese beiden Zellformen besitzen an ihrem unteren Ende eine homogene, stark lichtbrechende, plattenartige Differenzierung, welche im Profil als glänzender Saum erscheint und

ablösbar ist (Fig. 72, *S*). Er vermittelt die Verkittung mit der Unterlage. Bei anderen geschichteten Plattenepithelien (Haut, Mundhöhle) sind die basalen Enden der Fußzellen fein aufgefasert und pinselartig gestaltet, und die Verbindung wird durch Eingreifen dieser »Haft- oder Wurzelfüßchen« in die Unterlage hergestellt (Fig. 73).

Mehrere Keulenzellen werden dann von einer Flügelzelle (Fig. 72, *d*, *e*) gedeckt; das sind Zellen, welche die Basalfläche nicht mehr erreichen, sondern zwischen die unter ihnen liegenden Zellen mit platten, längeren und kürzeren, flügelförmigen Fortsätzen hineingreifen, größere Breitendurchmesser und, von der Fläche gesehen, einen polygonalen Umriß besitzen. Von untenher sind die Eindrücke der Keulenzellen als tiefe Nischen sichtbar.

Diese Zellen verbinden sich bereits durch deutliche Interzellularbrücken, welche an den isolierten Zellen als kurze, stachelförmige Fortsätze an der Oberfläche sichtbar sind.

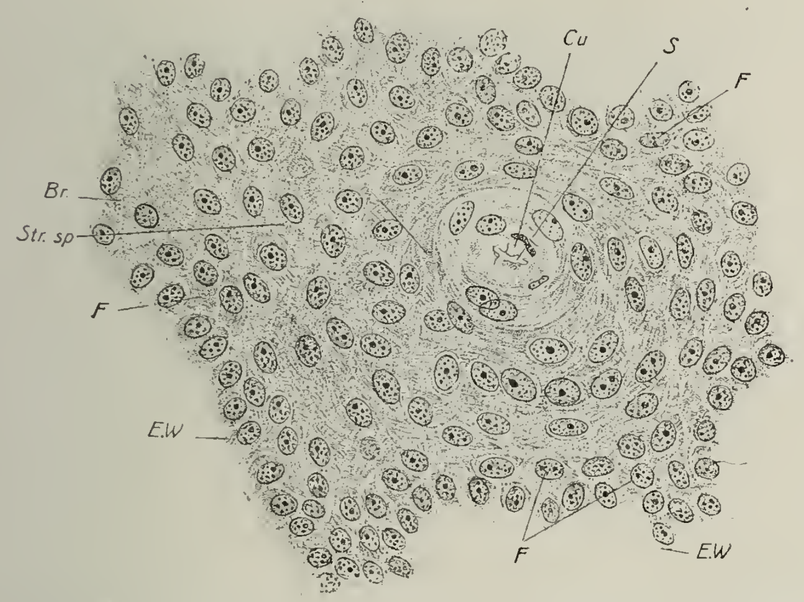


Fig. 73. Aus einem Flachschnitt durch die Fußsohlenhaut. Mensch. Der Schnitt hat eine Drüsenleiste (vgl. *L* Fig. 83) quer getroffen, zeigt daher nur das Stratum germinativum. *EW* stratum cylindricum mit Epithelwurzeln; *F* Flügelzellen; *Br* Brückenknöpfchen der Interzellularbrücken; *Str. sp.* stratum spinosum; *S* Schweißdrüsengang; *Cu* seine kutikulare Auskleidung. V. 500. (Nach H. Rabl aus Mraček.)

Noch höher hinauf werden die Flügel immer kürzer, die Facetten, welche von Leisten getrennt erscheinen, immer flacher, der polygonale Umriß schärfer.

Diese Lage zeigt besonders reich die stachelförmigen Besätze an ihren Seitenrändern, aber auch an denen der Drucknischen, weshalb man sie als Stachel-, auch Riff- oder Riffelzellen[1]) bezeichnet.

Je weiter gegen die Oberfläche des Epithels, desto flacher, größer und durchsichtiger werden die Zellen, desto mehr verschwinden die Druckfacetten, bis die obersten kernhaltige Deckplatten von polygonalem Umriß darstellen, welche die Größe der Flügel- und Stachelzellen um das vier- bis mehrfache übertreffen.

1) Von »Riffel«, eine mit Drahtzähnen besetzte Holzplatte zum Auflockern von Wolle, Werg usw. Vielleicht auch von Riefen; dann müßten die Zellen Riefzellen, nicht aber, wie seit M. Schultze üblich, Riffzellen heißen.

Je mehr Zellagen übereinander das Epithel enthält, desto zahlreicher sind die verschiedenen Formen. Die vorstehende Schilderung bezieht sich der Hauptsache nach auf das Hornhautepithel des Rindes und des Pferdes. Beim Menschen besitzt es nur fünf Lagen (Fig. 71).

Die mannigfachen Zellformen erklären sich leicht genetisch; die Zellen vermehren sich nur in den tiefsten Lagen durch mitotische Teilung und werden zum Ersatz der oberflächlich abgestoßenen Platten durch den seitlichen Wachstumsdruck emporgeschoben. Andererseits üben diese emporrückenden Zellen einen Druck von unten nach oben, so daß die obersten Zellagen die am meisten gedrückten oder gespannten sind. Während also die tiefsten Zellagen die Erscheinungen eines seitlich wirkenden Druckes zeigen, lassen die oberflächlichsten einen senkrecht zu ihrer Oberfläche wirkenden Druck erkennen, was auch in der entsprechend orientierten Doppelbrechung der verschiedenen Zelllagen zum Ausdruck kommt.

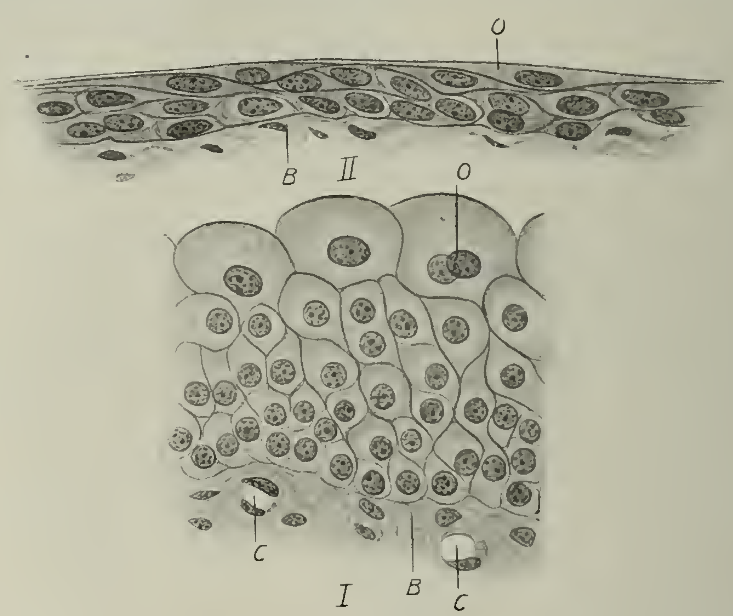


Fig. 74. Übergangsepithel der Harnblase vom Lamm. *I* von der kontrahierten, *II* von der ausgedehnten Blase; *B* Bindegewebe; *C* Kapillaren; *O* Oberflächenzellen. V. 500.

Im geschichteten Pflasterepithel der Haut (Fig. 73) kommen Fasern vor, welche in kontinuierlichem Zuge, oft auf lange Strecken, von einer Zelle zur anderen ziehen und dabei die Interzellularbrücken durchsetzen. Sie verlaufen hauptsächlich in einer Rindenzone der Zellen und sind so angeordnet, daß sie dem früher geschilderten Wachstumsdrucke, aber auch Druck- und Zugspannungen, welche das Epithel durch äußere Kräfte erleidet, entsprechen. Man hat sie daher Tonofibrillen genannt.

In diesem und manchen anderen geschichteten Pflasterepithelien lassen die Interzellularbrücken auch knötchenförmige Verdickungen in ihrer Mitte erkennen (Fig. 73, *Br*), welche man als Brückenknöpfchen oder Desmosomen bezeichnet.

An das geschichtete Plattenepithel reiht sich enge an

3. das Übergangsepithel, welches Nierenkelche und -becken, Harnleiter und -blase auskleidet.

Es ist in der dilatierten Blase ein niederes, im äußersten Falle zweischichtiges Epithel mit oberflächlichen, großen, stets mehrkernigen, polygonalen Zellplatten, welche eine große Anzahl unterliegender, mehr kubischer Zellen decken (Fig. 74, *II*).

In der kontrahierten Blase (*I*) nimmt es um ein Vielfaches an Höhe zu und macht an Durchschnitten den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels, indem die Kerne der nunmehr zu langen Keulen oder zylindrischen Fäden gewordenen Basalzellen, um auf der verkleinerten Fläche Raum zu finden, vielfach übereinander verschoben erscheinen. Die Deckzellen haben, im Profil gesehen, mehr kubische bis kurzzylindrische Gestalt angenommen, mit kuppenartig gewölbter Oberfläche, an welcher eine schmale, helle, doppelt konturierte Schicht (Deckmembran) sichtbar ist. Gegen die Tiefe gehen zahlreiche, lange, flügelförmige Fortsätze ab. Von der Fläche gesehen, besitzen die Deckzellen einen polygonalen Umriß und zahlreiche Drucknischen an der Unterfläche; sie lassen ein dichteres, manchmal radiär gestreiftes Exoplasma und ein lockeres, weitmaschiges Endoplasma, das einzelne Granula und die Kerne enthält, erkennen.

Eine Basalmembran fehlt diesem Epithel, es sitzt unmittelbar der bindegewebigen Unterlage auf, welche reichliche Kapillaren führt. Im Epithel der kontrahierten Blase können dann feine Bindegewebsblätter, welche Kapillaren einschließen, hoch zwischen die Epithelzellen hinaufreichen und (an Flach- oder Schrägschnitten) im Epithel gelegene Blutgefäße vortäuschen.

4. Kubisches Epithel (metriodermales E.) findet sich an der Oberfläche des Ovariums (Keimepithel), der Adergeflechte (Plexus chorioidei); im Auge als vorderes Linsenepithel, in der Pars ciliaris und iridica retinae; im Gehörorgan in der Raphe der Bogengänge, in der Umgebung der Maculae und Cristae, in der Stria vascularis und im Sulcus spiralis, in den Samenblasen, kleineren Gallengängen und vielen Drüsen (Schilddrüse, Niere usw.).

Es handelt sich um in einfacher Lage nebeneinander gereihte Zellen von prismatischer Gestalt, deren Höhe gleich der Breite ist und die daher am senkrechten Durchschnitt quadratisch erscheinen; von der Fläche gesehen, stellen sie ein zierliches Mosaik fünf- bis siebenseitiger Polygone dar (Fig. 69, *4*).

5. Das einfache Zylinderepithel (bathydermales E.) zeigt ähnliche Verhältnisse und besteht in der Regel aus einer einfachen Lage prismatischer Zellen (Fig. 75), deren Höhe jedoch die Breite oft beträchtlich übertrifft. Wirklich zylindrische Zellen kommen nur in manchen Sinnesepithelien (z. B. in den Nervenendstellen des Gehörorganes, Sehepithel) vor.

Einfaches Zylinderepithel kleidet den Darmtrakt von der Kardia bis zum After aus, findet sich im Uterus und Eileiter, in den größeren Drüsenausführungsgängen, am Übergange der kleinsten Bronchien in die Bronchiolen, als der Zahnanlage zugewendete Schichte des Schmelzorgans (sog. inneres Schmelzepithel), in der Oberhaut des Amphioxus und weit verbreitet bei Wirbellosen.

Zwischen den Zellen finden sich spaltförmige Interzellularräume, welche von der Ernährungsflüssigkeit erfüllt, aber auch für körperliche Elemente (Wanderzellen) durchgängig sind. Eine Verbindung durch Interzellularbrücken wird von manchen Seiten behauptet, doch besteht die Möglichkeit, daß es sich in den so gedeuteten Bildungen um durch Schrumpfung und Gerinnung entstandene Kunstprodukte handelt.

Wohl aber werden die freien Enden der Zylinder-, wie auch der kubischen Zellen durch Kittstreifen (Cohn) oder Schlußleisten (Bonnet) fester verbunden und dadurch die Interzellularräume gegen die Oberfläche abgeschlossen.

Sie lassen sich in ausgezeichneter Weise durch die Eisen-Hämatoxylinmethode darstellen und erscheinen bei hoher Einstellung, von der Fläche gesehen, als zierliche Gitter (Fig. 69, *5*), die beim Tiefergehen mit der Mikrometerschraube verschwinden, bzw. den Spalträumen Platz machen. Durch die Lücken des Gitters sind die Zellenden durchgesteckt. Am senkrechten Durchschnitt erscheinen die Schlußleisten als Punkte (Fig. 69, *6*) oder kurze Stäbchen, je nachdem sie quer oder längs getroffen sind.

Die Zellen dieser beiden Epithelarten zeigen verschiedene Struktureinzelheiten.

In der Regel enthalten sie neben dem Kern ein Zentriol oder Diplosom und Plastokonten oder -somen, deren Anordnung oft längsstreifige Strukturen hervorruft. In vielen sind eigentümliche Kanalbildungen, welche an der Oberfläche ausmünden und Fortsätze anderer Zellen in sich aufnehmen sollen, sog. Trophospongien[1]) (Holmgren) beschrieben, oder ein innerer Netzapparat (Apparato reticolare interno, Golgi), welcher den Kern umschließt oder abgesondert von ihm liegt und die Oberfläche nicht erreichen soll.

Außerdem können sie paraplasmatische Einschlüsse verschiedener Art (Fett, Sekretkörnchen, Glykogen, Pigment usw.) enthalten, während ihre freien Oberflächen kutikulare Abschlüsse (Fig. 75, *c*), Bürstensäume oder haarartige Aufsätze beweglicher oder unbeweglicher Natur zeigen können, worüber weiter unten.

6. Mehrreihiges Zylinderepithel (bodenständiges, anisomorphes E.) findet sich als zweireihiges im Ductus epididymidis. Es besteht aus hohen prismatischen Zellen

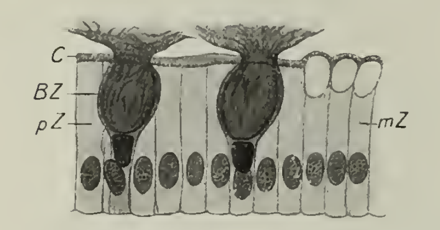


Fig. 75. Darmepithel vom Hingerichteten am senkrechten Durchschnitt. Müllers Flüss. *pZ* protoplasmatische Zylinderzellen mit Kutikularsaum *C*; *mZ* solche mit Vakuolenbildung im freien Ende; *BZ* Becherzellen mit Theka, Stoma und hervorquellendem Schleim. V. etwa 560 (S.)

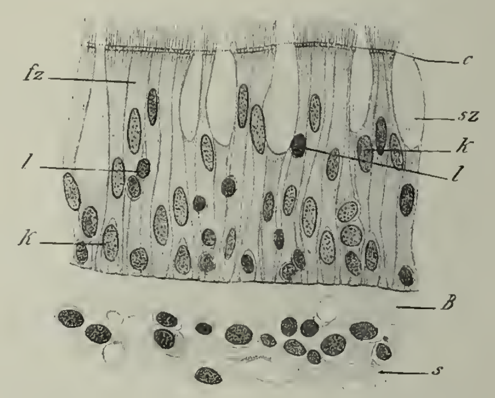


Fig. 76. Mehrreihiges Flimmerepithel der menschlichen Luftröhre. Müllers Flüssigkeit. H. E. Senkrechter Durchschnitt; *B* Basalmembran; *k* Kerne von Epithelzellen; *fz* Flimmerzellen mit Kutikularsaum *c*; *l* Kerne von Leukozyten; *s* Bindegewebe der Schleimhaut; *sz* Becherzellen. V. 530. (v. E.)

mit senkrecht gestellten, stäbchenförmigen Kernen und zwischen den manchmal gegabelten oder mit Drucknischen versehenen Füßen dieser Zellen gelegenen kleinen kegelförmigen Basalzellen mit kugeligen Kernen: dann als mehrreihiges in der regio respiratoria der Nase, im obersten Teil des Pharynx, im Kehlkopf (mit Ausnahme der Stimmbänder), in der Trachea und den großen Bronchien. Es zeigt wieder sehr mannigfache Zellformen, welche sich aus den Wachstumsverhältnissen erklären, die hier jedoch andere sind als im geschichteten Pflasterepithel. Während beim Wachstume dieses ein Zelleinschub von unten her nicht stattfindet, können sich im mehrreihigen Zylinderepithel die nachwachsenden Zellen zwischen den benachbarten empordrängen, während die alten, verbrauchten ausgestoßen werden. Dieser Umstand ist auch einer Annahme vom Vorhandensein von Interzellularbrücken zwischen den Zellen nicht sehr günstig.

Am besten gekannt ist das Epithel der Trachea (Fig. 76). Es besteht aus langen, im oberen Teil prismatischen, im unteren, welcher manchmal mit einer plattenförmigen Verbreiterung der dicken Basalmembran aufsitzt, verdünnten, oft gespaltenen oder mit flügelartigen Kanten versehenen Zellen, welche an ihrer freien Oberfläche einen Wimpersaum (s. u.) tragen. Zwischen den Fußenden dieser Zellen sind wieder kegelförmige (Fig. 77), höhere keulenförmige oder mehr pyramidenförmige, mit Drucknischen und -flügeln versehene und endlich solche mit langen, fadenförmigen Fort-

1) Das sind noch fragliche Strukturen; über sie Näheres bei den Nervenzellen.

sätzen versehene flimmerlose Zellen eingeschoben, welche alle der Basalmembran aufsitzen, aber verschieden hoch emporreichen. Die rundlichen bis ovalen Kerne kommen daher in mehreren Lagen übereinander zu liegen. Die oberen Enden der Zellen sind wieder durch Schlußleisten verbunden.

Zwischen den Zellen mit Wimpersäumen finden sich stets auch sezernierende Elemente, sog. Becherzellen, eingeschaltet, deren rundliche Querschnitte in der Flächenansicht das polygonale Mosaik der Flimmerzellen unterbrechen.

7. Das geschichtete Zylinderepithel (Fig. 69, 7) ist im allgemeinen selten. Es findet sich beim Menschen im Fornix conjunctivae, teilweise in der Pars cavernosa urethrae des Mannes neben mehrreihigem Zylinderepithel, zum Teil auch in der weiblichen Harnröhre; dann in Drüsenausführungsgängen, wo diese in geschichtetes Pflaster-

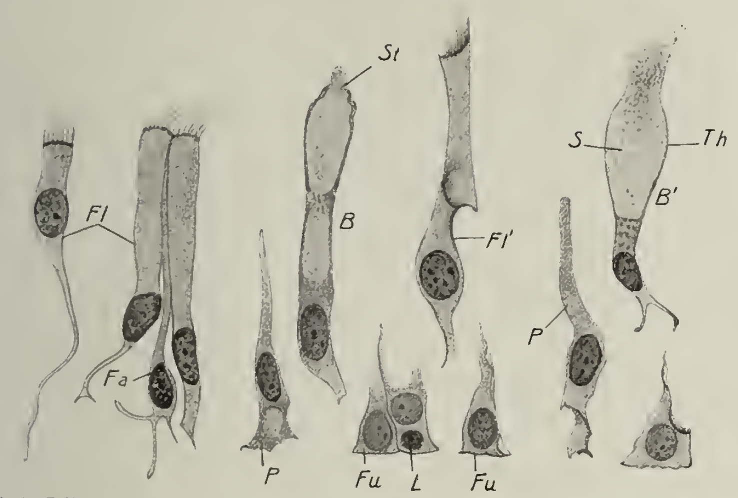


Fig. 77. Isolierte Zellformen aus den mehrreihigen flimmernden Zylinderepithel der Trachea vom Pferd. Müllers Fl. *Fl* und *Fl'* Flimmerzellen; *Fa* Fadenzelle; *P* Pfeilerzellen; *Fu* Fußzellen; *L* Lymphozyt in dem Fuß einer Zelle eingepreßt; *B* und *B'* Becherzellen; *Th* Theka; *St* Stoma; *S* Schleimnetz. V. 740.

epithel eintreten. Bei Tieren findet es sich in der Oberhaut mancher Fische (Myxine, Neunaugen). Im embryonalen Ösophagus findet sich vorübergehend ein zweischichtiges Zylinderepithel.

Das Sinnesepithel im häutigen Labyrinth (Maculae, Cristae, teilweise auch in der Papilla spiralis), das auch als zweischichtiges bezeichnet wird, ist eigentlich ein verkehrt zweireihiges Zylinderepithel, indem die basalen Zellen ebenfalls, wenn auch nur mit feinen Fortsätzen die Oberfläche zwischen den Zellen der oberflächlichen Lage erreichen.

Differenzierungen an der freien Oberfläche der Epithelzellen finden sich in verschiedener Art; sie dienen teils zum Schutze der Oberfläche, teils besonderen Funktionen. In letztere Gruppe gehört zunächst das Vorkommen von wimpernden Härchen, Kinocilien, an der Oberfläche vieler, meist zylindrischer Epithelien, die man dann auch als Flimmerepithel bezeichnet.

Es findet sich beim Menschen in der Paukenhöhle, den Stirnhöhlen und ähnlichen Nebenhöhlen des Schädels, wo es, ebenso wie in den kleinsten Bronchien ein einfaches Pflaster- oder kubisches Epithel darstellt. Weiter in den Ductuli efferentes und der Morgagnischen Hydatide des Nebenhodens, im Eileiter und (zeitweilig) im Uterus; im Respirationstrakt bis in die kleinsten Bronchien, in der Tuba Eustachii,

inkonstant im Tränennasengang und Tränensack. Weiter verbreitet ist es bei niederen Wirbeltieren (z. B. in der äußeren Haut von Urodelenlarven) und beim Embryo (im Ösophagus, gelegentlich in Zysten der Thymus).

Eine besondere Form stellt das Ependym der Gehirnventrikel und des Zentralkanals im Rückenmark dar.

Die Kinocilien sind feine glatte Härchen, welche durch ihre lebhaften Schwingungen Strömungen an der Oberfläche der Zellen erzeugen, die geeignet sind, kleine körperliche Elemente nach einer bestimmten Richtung fortzubewegen. So ist die Bewegung im Respirationstrakt gegen die Mundhöhle gerichtet und geeignet, eingeatmete Staubteilchen nach außen zu befördern. Im Eileiter ist die Bewegung gegen den Uterus gerichtet und für die Fortbewegung der Eier von Bedeutung.

Die Einpflanzung der Cilien in den Zellkörper kann sehr verschieden sein (Fig. 78). Sie können anscheinend unmittelbar aus dem Protoplasma entspringen, was für ihre Entstehung aus Pseudopodien spricht (*1*); meist sind sie aber mit kugeligen Anschwellungen, die an der Zelloberfläche in einer Reihe stehen, den sog. Basalknötchen oder Blepharoblasten (besser Blepharosomen) in Verbindung.

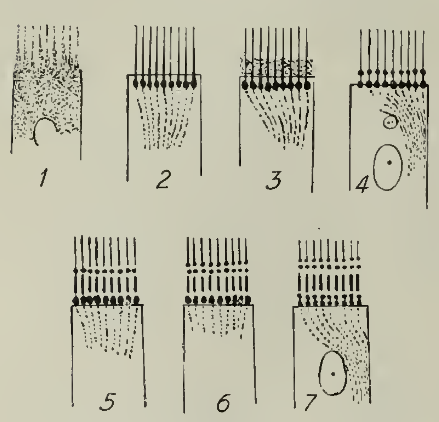


Fig. 78. Schematische Darstellung der verschiedenen Formen von Kinocilien (größtenteils nach Studnička).

Letztere bilden durch ihre dichte Aneinanderlagerung einen stärker färbbaren Saum, den man früher als Kutikularsaum aufgefaßt hat. In vielen Fällen lassen sich von den Basalknötchen in das Protoplasma der Zellen lange Fäden, Wimperwurzeln, verfolgen, welche gegen den Fuß der Zelle konvergieren und so einen Faserkegel bilden. Ähnliche fädige Bildungen sind an den nicht flimmernden Darmepithelzellen von Amphibien beschrieben (M. Heidenhain).

Besonders bei Wirbellosen finden sich noch weitere Gliederungen an den Wurzeln der Cilien. So können die Cilien, bevor sie in das Basalknötchen übergehen, eine zwiebelartige Anschwellung (Bulbus) zeigen (*4*); zwischen Bulbus und Basalknötchen kann ein stärkeres Stäbchen als Fußstück eingefügt (*5*), die Bulbi können verdoppelt (*6*), und endlich können auch die Basalknötchen hantelförmig geteilt sein (*7*).

Viel umstritten ist die Frage nach der Beziehung zwischen den Basalknötchen und den Zentriolen der Zelle.

Nach einer Theorie (Henneguy, v. Lenhossek) sollen die Basalknötchen durch Teilung aus den Zentriolen hervorgehen, also an den oberen Rand der Zelle gerückten Zentriolen entsprechen. Diese Anschauung gründet sich auf die Beobachtung, daß in vielen Zellen, welche deutliche Basalknötchen zeigen, Zentriolen fehlen, daß bei der Entwicklung der Samenfäden das Auswachsen des beweglichen Schwanzes des Spermiums aus dem Zentriol nachgewiesen werden kann; endlich, daß bei niederen Tieren Wimperzellen mit nur einem schlagenden Faden vorkommen, der ebenfalls aus dem Zentriol auswächst (sog. Zentralgeißelzellen).

Von anderer Seite wurden aber Basalknötchen neben den Zentriolen nachgewiesen, so daß die Frage nach der Beziehung zwischen beiden nicht als endgültig gelöst betrachtet werden kann.

Die Flimmerbewegung ist noch an Bruchstücken von Zellen, denen der Kern fehlt, ja noch an einzelnen Härchen sichtbar, sofern sie noch etwas Protoplasma anhaften haben.

Eigentümliche, lange, cilienartige Aufsätze finden sich an den Zellen des Ductus epididymidis, doch haben diese sich als unbeweglich erwiesen (Aigner); auch entbehren sie der Basalknötchen. Man hat sie als Stereocilien bezeichnet und mit dem Sekretionsvorgang in Zusammenhang gebracht. Sicher ist ein solcher Zusammenhang bei den büschelförmigen, oft sehr langen Aufsätzen des Amnionepithels vorhanden (L. Mandl).

Lange protoplasmatische Fäden erheben sich an der inneren Oberfläche der Pigmentzellen der Netzhaut.

Eine weitere Art von Oberflächendifferenzierungen sind die Stäbchen- oder Bürstensäume, wie sie an den Darmepithelien, am Epithel mancher Drüsenausführungsgänge (Ductus hepaticus und cysticus, Schweißdrüsen), der gewundenen Harnkanälchen, der Chorionzotten, vorkommen. Es handelt sich hier aber um nicht vollkommen analoge Bildungen.

An den Darmepithelien erscheinen sie als senkrecht gestrichelte Säume (Fig. 75) von kutikularer Natur, welche ebenfalls eine mannigfache Deutung gefunden haben. Wahrscheinlich handelt es sich um feine Protoplasmafortsätze, die mittels Basalknötchen in die Zelloberfläche eingepflanzt sind, zwischen denen sich aber eine kutikulare Kittmasse von veränderlicher Beschaffenheit findet (Fig. 78, *3*). Sie kann unter Umständen verschwinden (z. B. bei Einwirkung von Magnesiumsulfat auf den Darm lebender Kaninchen), und dann ragen die Protoplasmafäden wie Bürstenhaare hervor. Bei Essigsäurezusatz löst sich oft der ganze Saum auf lange Strecken zusammenhängend ab. Im Hungerzustand ist er niedrig, während der Resorption wieder hoch.

Der streifige Saum auf den Nierenepithelien (Bürstenbesatz von Tornier) ist sehr vergänglich, zeigt aber im übrigen ähnliche Verhältnisse, wie der an den Darmepithelien. Eine andere Deutung erfordern die verdichteten Säume an der Oberfläche der zylindrischen Zellen, welche die Gallenblase und ihren Ausführungsgang auskleiden (siehe S. 395).

Ähnliche kutikulare Ausscheidungen an der Oberfläche von Epithelien sind nun noch weit verbreitet. Besonders bei wirbellosen Tieren können sie zu festeren, schützenden Überzügen werden, welche sogar verkalken und dann Hartgebilde darstellen; diese können mit anderen festen Bildungen an der Oberfläche von Epithelien eine äußere Ähnlichkeit in Form, Farbe und Festigkeit aufweisen, müssen jedoch von ihnen streng unterschieden werden.

Man bezeichnet erstere als Kutikularbildungen, letztere als Verhornungen; erstere sind Ausscheidungs-, letztere Umwandlungsprodukte der Epithelien.

Kutikularbildungen

kommen, außer an den bereits genannten Epithelien, an der Oberfläche der Haut bei niederen Wirbeltieren, an der Oberfläche anderer Deckepithelien, mancher Sinneszellen und an der der Zähne vor.

Bei den Wirbeltieren sind sie von geringerer Bedeutung und Massenhaftigkeit mit Ausnahme des Zahnschmelzes, welcher die mächtigste und festeste, weil verkalkte Kutikularbildung der Säugetiere darstellt. Außerdem gehören bei diesen hierher: im Gehörorgan die Cortische Membran, die Membrana reticularis an der Oberfläche der Hörzellen, die Otolithenmembran, die buckelförmigen Deckel auf den Zellen der Cristae acusticae; im Auge die Linsenkapsel, vielleicht die Membranae propriae mancher Drüsen, manche sog. Glashäute, der Saum an der Oberfläche des Körnermagens bei Vögeln. Bei manchen Amphibienlarven und Fischen (Myxine und Petromyzon) ist die Haut bedeckt mit einem dicken, streifigen Kutikularsaum (Fig. 79).

Große Bedeutung und Verbreitung besitzen diese Bildungen bei den Wirbellosen; die Panzer der Arthropoden, die Haut mancher Würmer, die festen Schalen der Muscheln und Schnecken, die Reibplatte auf der Zunge der letzteren sind solche

Kutikularbildungen, die zum Teil aus reinem Chitin bestehen, zum Teil auch noch verkalkt sind.

Sie können teils einfach als dickere, scheinbar strukturlose (Fig. 80) oder auch in verschiedenen Lagen verschieden gefärbte Ausscheidungen an der Zelloberfläche erscheinen, teils sehr verwickelte, schwer aufzulösende Strukturverhältnisse aufweisen.

So zeigen z. B. die Krebspanzer vielfach geschichtete, sich überkreuzende Faserlagen, die von Kanälchen durchbohrt sind und an der Oberfläche noch haarartige Anhänge besitzen; außerdem an der Oberfläche noch polygonale Felder, die Zellabdrücke vortäuschen können und pigmentierte Schichten (Fig. 81).

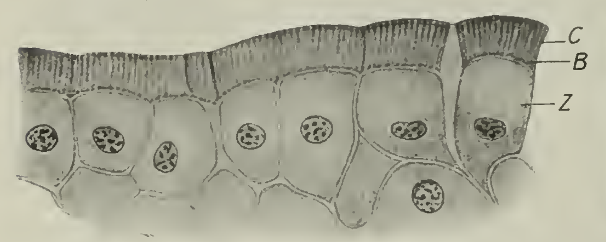


Fig. 79. Oberflächliche Zellen der Epidermis eines Bachneunauges (Petromyzon Plan). Müllers Fl. *C* dicke, streifige Kutikula; *B* Basalknötchen; *Z* Zellkörper. V. 740.



Fig. 80. Einfaches Zylinderepithel (*E*) mit einer dicken, anscheinend strukturlosen Kutikula (*C*) Aus der Mundhöhle einer Schnecke (Buccinum und.); *B* bindegewebige Unterlage. V. 740.

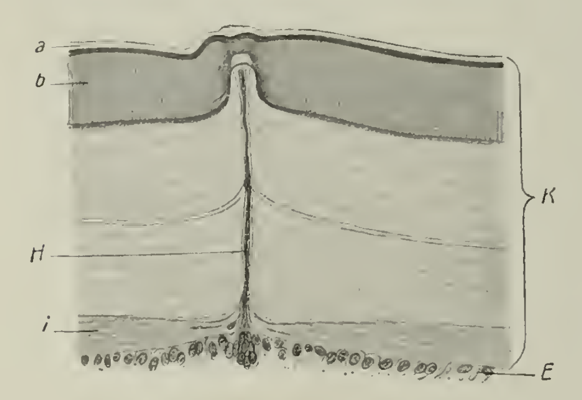


Fig. 81. Krebspanzer am senkrechten Durchschnitt. Sublimat, 5% HNO_3. *E* Epithel (Matrix): *K* Kutikula; *a* äußerste, farblose, stark glänzende Lage; *b* Pigmentlage (stark färbbar); *H* haarartige Bildung in einem Kanal der Hauptlage; *i* Innenlage. V. 110.



Fig. 82. Flachschliff durch die Prismenschicht einer Muschelschale (Pinna); durch Behandlung mit Ameisensäure sind an den Querschliffflächen der Prismen deutliche Ätzfiguren entstanden. (Nach Karny.)

Andere dieser kutikularen Bildungen zeigen Prismenstrukturen, die den Anschein erwecken könnten, als seien die Prismen selbst nur umgewandelte Abschnitte der Zellen.

So zeigt die Schale der Seemuschel (Pinna) unter einer nicht verkalkten Lage Prismen, die am senkrechten Durchschnitt wie ein Zylinderepithel, am Querschliff (Fig. 82) wie die polygonale Felderung eines solchen erscheinen. Nach innen folgt dann noch eine faserige Perlmutterlage. Das Ganze ist aber wieder nur die komplizierte Struktur einer zelligen Ausscheidung. Daß die Prismen nicht versteinte Zellen sind, geht aus ihrer relativ bedeutenden Größe hervor, welche die der absondernden Zellen um ein Vielfaches übertrifft; dann auch aus der Entstehungsweise der Prismen. Die Matrixzellen scheiden zuerst eine organische Substanz in Form von Tropfen aus, die zu einer homogenen Masse zusammenfließen. In ihr treten dann Kalkkörner auf, welche immer mehr an Größe zunehmen, bis sie sich gegenseitig berühren. Jetzt entstehen erst durch den Seitendruck die Prismen, zwischen denen nur dünnste Scheidewände von organischer Substanz übrig bleiben. Die Prismen sind Kristalle,

obwohl ihre Flächen nicht Kristallflächen entsprechen; doch kann man an ihnen Ätzfiguren (Fig. 82), wie am kohlensauren Kalk hervorrufen. Etwas Ähnliches findet sich bei den Wirbeltieren nur am Zahnschmelz; hier besitzen die Prismen allerdings die Breite der abscheidenden Zellen.

Die Befunde bei Pinnaschalen zeigen am besten, daß es sich bei den Kutikularsubstanzen nicht um eine Umwandlung der Zellen, sondern um eine Ausscheidung handelt, bei der die Zellen als Bildungszellen bestehen bleiben, während die ausgeschiedenen Massen sekundär mannigfache Differenzierungen erfahren.

Die Kenntnis der Kutikularbildungen ist unerläßlich für eine richtige Auffassung der Grundsubstanzen in jenen Geweben, wo solche reichlich zur Ausbildung kommen.

Nicht zu verwechseln mit diesen Kutikularbildungen ist eine zweite Art fester Oberflächenbildungen der Epithelien,

die Hornbildungen.

Hierher gehören die Haare, Borsten, Stacheln, Federn, Nägel, Hufe, Klauen, Krallen, Schuppen, Hautplatten der Reptilien, zahnartige Bildungen niederer Wirbeltiere, wie z. B. die Zähne der Zyklostomen und Froschlarven, Hörner der Cavicornier (Rind, Gemse) usw.

Alle diese Bildungen sind zelliger Natur, aus protoplasmatischen Zellen hervorgegangen, welche unter Eintrocknung und gleichzeitiger Stickstoff- und Schwefelaufnahme eine Umwandlung in feste Eiweißkörper erfahren haben. Diese Zellen besitzen eine faserige Struktur; die zunächst weichen, protoplasmatischen Fasern finden sich hauptsächlich in einer Rindenzone der Zellen und verbinden als Interzellularbrücken die Zellen untereinander. Die Mitte der Zelle wird von dem Kern und spärlichem Protoplasma eingenommen. Diese oberflächlichen Fäserchen wandeln sich nun zunächst in Hornsubstanz um, während das Innere der Zelle vertrocknet. Gleichzeitig erhärtet auch die Substanz zwischen den Fäserchen. Je stärker die Verhornung, desto dicker ist die Rindenschicht der einzelnen Zelle, welche dieser Veränderung anheimfällt. Jedoch bleibt der zentrale Hohlraum, welcher dem Kern entspricht, vielfach noch nachweisbar (Rindenschüppchen der Haare, Nagelzellen). In den festen Hornmassen geht aber auch er zugrunde.

An manchen Stellen, wie z. B. in der Oberhaut, tritt in den verhornenden Zellen eine eigentümliche, stark glänzende, mit Osmiumsäure sich nicht schwärzende, nicht mit Fettfärbemitteln (Sudan III, Scharlach, Fett-Ponceau), wohl aber mit Kernfärbemitteln sich färbende Substanz in Form von Tropfen oder Körnern (Eleïdin, Ranvier) (Fig. 83, *Str.gr.* und Taf. XI, Fig. 419) auf, die vor der Verhornung zerfließt. Die Körnchen sind in Wasser, Alkohol, Äther unlöslich, lösen sich dagegen in Alkalien und Säuren, sowie in 10%iger Kochsalzlösung. Waldeyer, Unna u. a. haben diese Substanz mit der Verhornung in Zusammenhang gebracht und als Keratohyalin bezeichnet; sie hat jedoch mit der Verhornung nichts zu tun, fehlt auch an vielen Stellen, wo Verhornung auftritt.

Die verhornten Zellen sind unlöslich in Wasser, sehr widerstandsfähig gegen Säuren; dagegen quellen sie in Alkalien und werden durch Erwärmen in letzteren zur Auflösung gebracht.

Als eine abweichende Form des Epithelgewebes muß jenes mit verästelten Zellen erwähnt werden, wie es typisch in der sog. Schmelzpulpa embryonaler Zähne vorkommt (Fig. 84). Es besitzt eine gallertartige Konsistenz und gleicht auch an Durchschnitten einem Gallertgewebe. Auch für retikuläres Bindegewebe ist es gehalten worden. Es besteht jedoch ausschließlich aus Epithelzellen, deren Interzellularbrücken zu langen, flügelförmigen Fortsätzen ausgezogen sind, während die stark erweiterten Interzellularlücken von flüssiger Masse erfüllt werden.

Ähnliche Formen finden sich auch in der Haut mancher Fische (im Flossenstrahl von Acanthias, bei Ophidium barbatum).

Eine zweite abweichende Form stellt jenes Epithel dar, dessen Zellen in geschlossene Blasen umgewandelt sind. Das ist z. B. der Fall in manchen verhornenden Epithelien, im Lippenwulst des neugeborenen Kindes, in ausgezeichneter Weise in der Oberhaut einzelner Knochenfische (Trachypterus; Kaschkaroff).

Als besondere Vorkommnisse im Epithel sind noch zu erwähnen: 1. Pigment. Dieses kann eine genuine Bildung der Epithelzellen sein und kommt dann in Form von Stäbchen, z. B. im Pigmentepithel der Retina, vor (Fuscin von W. Kühne) oder in Gestalt amorpher Körnchen (Melanin), in den tiefen Zellagen der Oberhaut vieler Tiere (besonders schön beim Delphin) und der gefärbten Menschenrassen; beim Kaukasier an pigmentierten Hautstellen (Mamillarhof, Scrotum, Labien). Außer in typischen Epithelzellen findet es sich aber auch in anscheinend verästelten Zellen innerhalb des Epithels, die teils für aus dem unterliegenden Bindegewebe eingewanderte Pigmentzellen (Melanozyten [1]), teils für eigentümlich umgewandelte Epithelzellen gehalten

1) Man hat sie auch als Melano- oder Chromatophoren bezeichnet. Mit letzterem Ausdruck haben aber die Botaniker (Straßburger) zuerst verschiedene Zelleinschlüsse (Chloro-, Leuko- und Chromoplasten) bezeichnet.

Fig. 83. Verhorntes Epithel. Aus einem senkrechten Durchschnitt durch die Sohlenhaut *Str. p.* Stratum papillare; P_1, P_2 Papillen mit Blutgefäßschlinge *Bl*; *S* gewundener Schweißdrüsengang, wiederholt getroffen; *L* Drüsenleiste der Epidermis in der Kutisfurche; *Str. M.* Strat. Malpighi; *Str. gr.* Strat. granulosum; *Str. l.* Strat. lucidum; *Str. c.* Strat. corneum; *Str. d.* Strat. disjunctum. V. 60. (Nach H. Rabl aus Mraček.)

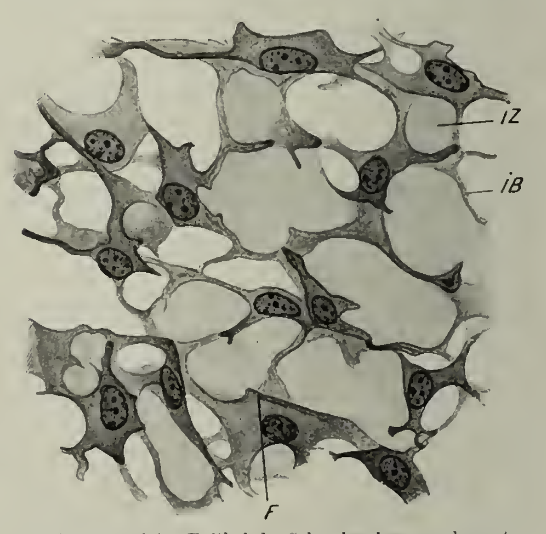


Fig. 84. Verzweigtes Epithel der Schmelzpulpa von der unteren, medialen Schneidezahnanlage eines 5 monatigen Embryo. Pikrinsublimat. *IB* stark ausgezogene Interzellularbrücken; *IZ* weit ausgedehnte Interzellularlücken; *F* aufsteigender Flügel einer Zelle. V. 740.

wurden. Solche ästige Pigmentzellen kommen z. B. in der Oberhaut von Amphibien und Reptilien vor.

Für einen Teil dieser ästigen Pigmentfiguren muß aber der Nachweis als erbracht gelten, daß es sich nicht um Zellen handelt, sondern um interzelluläre Pigmentausscheidungen, die sich in den Interzellularlücken und -spalten ausbreiten. Erfolgen solche Pigmentansammlungen um Leukozyten, die ins Epithel eingedrungen sind, dann entsteht der Eindruck verästelter Pigmentzellen; so z. B. in der Haarzwiebel vom Menschen, in der Zunge vom Schaf (Fig. 85) und a. a. O.

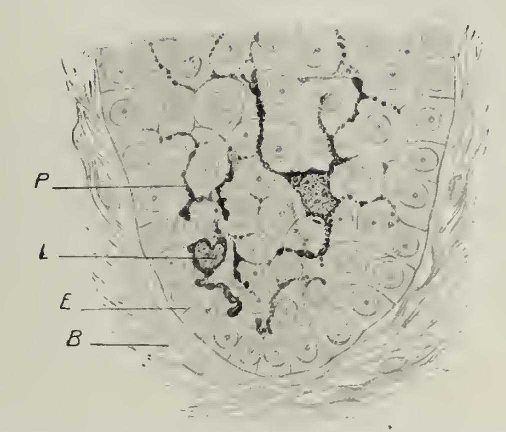


Fig. 85. Pigmentfiguren im Zungenepithel vom Schaf. Alkohol, Freihandschnitt. *B* Bindegewebe; *E* basale Epithelzellen; *L* Leukozyt; *P* Pigmentansammlung in den interzellularen Räumen. V. 500.

2. Wanderzellen im Epithel findet man häufig, besonders dort, wo es lymphoide Organe oder adenoides Gewebe überzieht (Fig. 86). Sie wandern in die Interzellularlücken ein und drängen die Zellen auseinander. An letztgenannten Stellen ist die Durchwanderung, wie insbesondere Stöhr gezeigt hat, ein typischer Vorgang, der aber zu manchen irrtümlichen Auffassungen geführt hat. An manchen Orten, z. B. im geschichteten Pflasterepithel über den Mandeln, kann die Durchwanderung eine so lebhafte sein, daß der Verband der Epithelzellen gelöst, ganze Gruppen dieser oft in Form konzentrischer Körper umwuchert werden (Dimitriewsky) und die Grenze zwischen Epithel und darunterliegendem adenoidem Gewebe vollkommen verwischt wird. Dieses so entstandene Mischgewebe aus Epithel- und Wanderzellen wurde sogar als ein eigenes Gewebe aufgefaßt und von Retterer als Tissu angiothelial bezeichnet.



Fig. 86. Von Leukozyten durchwuchertes geschichtetes Pflasterepithel über einer Zungenbalgdrüse. (Die mit *l* links bezeichnete Stelle der Fig. 386.) *D* Epithelzellen; *b* Blutgefäß; *l* Leukozyten; *l'* ebenso in größeren Lücken des Epithels; *l''* ebenso das Epithel ganz verdrängend. V. 500. (v. E.)

Aus diesem allmählichen räumlichen Übergange des einen Gewebes in das andere hat man aber auch geradezu auf genetische Beziehungen zwischen Epithelzellen und Leukozyten geschlossen und z. B. aus den Epithelzellen des Darmes Leukozyten hervorgehen lassen. Epithelzellen können in der Tat manchmal

das Aussehen von Lymphzellen annehmen, wie z. B. bei der Entwicklung der Thymus oder der Bursa Fabricii der Vögel, in welchen Organen ein Teil der Epithelzellen der ursprünglichen Anlage durch wiederholte Teilung zu vollkommen lymphozytenähnlichen Zellen werden. Von anderer Seite werden allerdings diese Lymphzellen als von außen eingewandert betrachtet.

3. Blutgefäße im Epithel. Während selbst dicke Epithelien in der Regel gefäßlos sind, gibt es ganz wenige Stellen, wo Gefäße ins Epithel eindringen. So in der Stria vascularis an der äußeren Wand des häutigen Schneckenkanals im Gehörorgan der Säugetiere (Fig. 593), im Darm der Fische, in den Plexus chorioidei, und in der Epidermis von Wirbellosen (Anneliden und Oligochäten). Gelegentlich kann man mitten im Epithel des Eihügels (Cumulus ovigerus) Blutgefäße sehen.

Der Anschein von Gefäßen im Epithel kann leicht entstehen, wenn zarte, gefäßführende Bindegewebsfältchen tief ins Epithel eindringen und durch Schräg- oder Flachschnitte von ihrem Mutterboden abgetrennt werden (vgl. S. 77).

Zahlreiche Gefäße dringen im Laufe der Entwicklung in die ursprünglich ebenfalls gefäßlose, epitheliale Anlage des zentralen Nervensystems ein.

4. Nerven im Epithel. Reichlich dringen, besonders in geschichtete Pflasterepithelien, marklose Nervenfäserchen ein, um hier frei oder mittels eigener Endorgane zu endigen. Dabei findet ein unmittelbarer Zusammenhang mit Zellen auch in jenen Epithelien in der Regel nicht statt, welche besonders differenzierte, sog. Sinneszellen enthalten.

Eine Ausnahme bildet nur das Riechepithel; die Riechzellen hängen in der Tat direkt mit Nervenfäserchen zusammen, sind also im Epithel gelegene Ganglienzellen von epithelialer Form. Über die besonderen Verhältnisse der Sinneszellen im Gehörorgan siehe dieses.

Die meisten Epithelien grenzen sich scharf von ihrer Unterlage ab; meist mittels eines glasartig durchsichtigen Häutchens, einer sog. Basalmembran, die in den meisten Fällen ein Produkt des unterliegenden Bindegewebes ist, ausnahmsweise aber auch eine kutikulare Ausscheidung des Epithels sein kann. In diese Basalmembran können die Epithelzellen mit faserähnlichen Fortsätzen eingreifen, wie z. B. in der Epidermis (Fig. 73).

Manche Epithelien entbehren einer Basalmembran und sitzen unmittelbar dem Bindegewebe (Epithel der ableitenden Harnwege) oder Gefäßen auf (in manchen Blutgefäßdrüsen).

Die epitheliale Auskleidung des Zentralkanales im Rückenmark senkt sich mit langen Fortsätzen in ihre Unterlage ein, doch findet dies seine Erklärung in der Ontogenese des Rückenmarks.

Epithel und Drüsen.

Die Epithelien sind nicht nur schützende Überzüge für die unterliegenden Gewebe oder Reizperzeptoren; sie sind auch bestimmt zur Absonderung von Sekreten und Exkreten (in der Niere), sowie auch zur Resorption (im Darm).

Die sekretorische Funktion ist entweder gebunden an einzelne Zellen, sog. Becherzellen, die man auch als einzellige Drüsen bezeichnet hat (F. E. Schulze), oder die sezernierenden Zellen sind zu einfacheren oder komplizierten Verbänden vereinigt, die man als Drüsen schlechtweg bezeichnet.

Die Bezeichnung »Becherzellen« ist diesen sezernierenden Zellen nach ihrem Aussehen bei Behandlung mit verschiedenen Reagenzien beigelegt worden. An Objekten, die mit Drittelalkohol, Chromsäure, Müllers Flüssigkeit usw. behandelt wurden, zeigen diese Zellen eine bauchige Form, etwa wie ein sog. Römer mit sehr kurzem Fuß, der den Kern enthält, so z. B. im Darm, in der Bindehaut des Menschen, in der Haut mancher Fische, in der Harnblase niederer Wirbeltiere; manchmal auch mehr wie ein

Spitzglas mit schlankem Fuß, so z. B. im hohen Zylinderepithel des Respirationstraktes (Fig. 77).

Solche Zellen lassen dann eine festere Wandung, die sog. Theka, und eine bald engere, bald weitere Öffnung, das Stoma, erkennen. Der Inhalt erscheint meist von einer netzartig geronnenen Masse gebildet, die oft pfropfartig aus dem Stoma herausragt und mit basischen Farben oder spezifischen Schleimfärbemitteln lebhaft gefärbt werden kann (Fig. 75). Im ungefärbten Objekt tritt der bauchige Teil hell zwischen den dunkleren, körnigen Zellen der Umgebung hervor.

Ein ganz anderes Aussehen bieten die Becherzellen im lebenden Zustande, in dem man sie sehr leicht an frisch ausgeschnittenen Stückchen der Darm- oder Rachenschleimhaut vom Frosch oder in der Haut kleiner Fischembryonen, die lebend unter dem Mikroskop betrachtet werden können, untersuchen kann. Auch nach Fixierung in Alkohol-Formalin zeigen sie ähnliche Bilder. Sie treten dann als stärker lichtbrechende, bei tiefer Einstellung dunkel erscheinende, rundliche Gebilde zwischen den polygonalen Umrissen der helleren Zellen der Umgebung hervor.

Im Profil gesehen (Fig. 87), ragen sie oft mit rundlicher Kuppe über die Oberfläche des Epithels; sie zeigen weder Stoma noch Theka, sondern sind erfüllt von stark lichtbrechenden Körnchen, den sog. Prämuzin- oder Muzigenkörnchen, welche eine Vorstufe des Sekretes darstellen. Letztere entwickeln sich aus kleinsten paraplasmatischen Körnchen, nach der Ansicht mancher Forscher aus den Plastosomen und sind gegen Reagenzien um so empfindlicher, je reifer sie werden, d. h. je näher sie dem Augenblicke rücken, in dem sie zu Sekret zerfließen; denn dies geschieht schließlich, wie an der Oberhaut lebender Forellenembryonen beobachtet wurde (L. Merk).

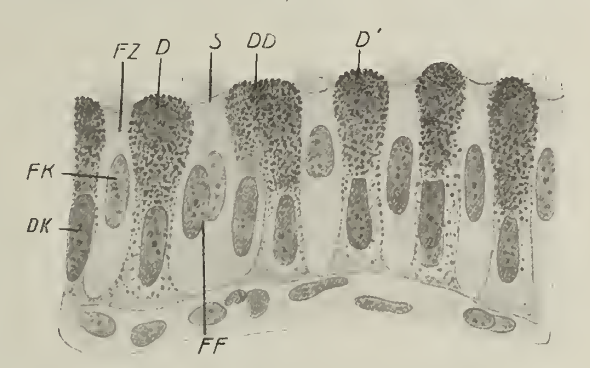


Fig. 87. Epithel aus dem Eileiter des Kaninchens. Alkohol-Formalin. Delafields Häm.-Eos., Becherzellen (*D*, *D'*) und Flimmerzellen (*FZ*) abwechselnd *DD*, *FF* aneinander stoßende Becher- bzw. Flimmerzellen. *DK* Kern der Becher-, *FK* der Flimmerzellen; *S* Schlußleiste. V. 720 (S.)

Man kann die Vorsekretkörnchen auch mit gesättigter Sublimat- oder Pikrinsäurelösung fixieren und dann mit Schleimfärbemitteln (Delafields Hämatoxylingemisch, Muzikarmin, Muzhämateïn) färben, nur dürfen die Präparate nicht in Wasser ausgewaschen werden. Übrigens sind die körnigen Vorstufen des Sekretes in verschiedenen Becherzellen sehr verschieden empfindlich.

In den eigentlichen Schleimdrüsenzellen und im Oberflächenepithel des Magens z. B. sind sie nur zu erhalten, wenn man kleine Stückchen des lebenden Gewebes unmittelbar in ein Gemisch von zwei Teilen absoluten Alkohol und einen Teil Formalin bringt und auch bei der Nachbehandlung jede Berührung mit Wasser vermeidet (Färbung mit alkoholischem Muzikarmin).

Man hat die Zellen der Magenoberfläche auch als Becherzellen bezeichnet, jedoch mit Unrecht. Es kann an ihnen bei Reagenzbehandlung zwar ebenfalls eine Theka und ein Stoma zur Ausbildung kommen, doch ist ihr Sekret verschieden von dem der Becherzellen. Auch liegen diese meist einzeln im Epithel, während das Magen-Oberflächenepithel ausschließlich aus sezernierenden Zellen besteht, die sich daher auch gegenseitig zu prismatischen Formen abflachen und niemals Becherformen zeigen. Dies kann allerdings auch bei echten Schleimzellen, wie z. B. an der Oberfläche der Reptilienzunge (Freiherr von Seiller) der Fall sein.

Die Vereinigung der sezernierenden Zellen zu Drüsen kann sehr verschiedene Formen zeigen, und danach hat man die Drüsen in verschiedene Gruppen eingeteilt.

Zum Charakter der echten Drüsen gehört es, daß sich ihr Sekret auf eine freie Fläche ergießt und daß die sezernierenden Zellen in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Epithel der freien Oberfläche stehen, von diesem aber verschieden sind. Solche Drüsen hat man als exokrine bezeichnet.

Im Gegensatz dazu stehen die unechten Drüsen, welche eines Ausführungsganges entbehren, so daß ihr Sekret auf dem Wege des Blut- oder Lymphgefäßsystems abgeführt werden muß. Man bezeichnet sie daher heute wieder mit dem alten Namen der Blutgefäßdrüsen oder auch als endokrine Drüsen, Drüsen mit innerer Sekretion.

Zu den unechten Drüsen hat man früher auch die sog. Lymphdrüsen und verwandte Organe (Milz, Thymus, Mandeln, solitäre und gehäufte Follikel) gerechnet. Man faßt sie heute besser als lymphoide Organe zusammen, obwohl einzelnen von ihnen (Thymus, Lymphknoten) neben der Funktion, Lymphzellen zu bilden, auch eine spezifische Sekretion zukommt.

Als primitivste Formen der exokrinen Drüsen müssen jene bezeichnet werden, welche als Verbände sezernierender Zellen innerhalb des Epithels, als sog. endoepitheliale[1]) Drüsen auftreten. Diese können wieder gesondert werden in 1. endoepitheliale Drüsenknospen, 2. endoepitheliale Drüsenblasen, 3. endoepitheliale Drüsenschläuche.

Erstere bilden knospenartig geschlossene Gruppen von prismatischen Drüsenzellen innerhalb geschichteten Pflasterepithels; sie durchsetzen dieses der ganzen Dicke nach, so daß ihre freien verschmälerten Enden die Oberfläche erreichen und hier ihr Sekret absondern. Sie finden sich z. B. im Epithel der Kiemenhöhle von Ammocötes (Fig. 88, *1*), in der Rachenschleimhaut von Pelobateslarven.

2. Die sezernierenden Zellen umstellen innerhalb des Epithels kleine rundliche Räume, die an der Oberfläche frei ausmünden und in die das Sekret ergossen wird. Sie finden sich oft im Epithel der Ductuli efferentes des Nebenhodens beim Menschen sehr schön ausgebildet (Fig. 88, *2*), auch in der Gaumenschleimhaut von Testudo (Ranvier).

3. Die absondernden Zellen begrenzen schlauchförmige Räume innerhalb des Epithels. Meist reichen sie aber schon etwas in das hypoepitheliale Gewebe und bilden so den Übergang zu den exoepithelialen Drüsen. Sie kommen vor im Ösophagus mancher Vögel (Rallus; Ranvier); manche sog. Bowmanschen Drüsen (Riechschleimhaut von Bufo variegata) gehören hierher.

Die exoepithelialen Drüsen teilt man nach der Form der sezernierenden Abschnitte in alveoläre oder beerenförmige, 2. tubulöse oder schlauchförmige, 3. tubulo-alveoläre und 4. netzförmige.

1. Alveoläre Drüsen. Die absondernden Zellen kleiden mehr kugelige Räume aus. Hierher gehören die Hautdrüsen von Myxine, der Amphibien (Fig. 88, *3*), die Schleimdrüsen im Ösophagus vieler Vögel; weiter die Talgdrüsen (*4*) und die Meibomschen Drüsen im Augenlid (*5*).

Während erstere einfache, kugelige oder bauchige, Bläschen oder Säckchen darstellen, münden bei den letzteren eine große Anzahl solcher einfacher oder gespaltener Bläschen in einen Ausführungsgang.

2. Tubulöse Drüsen[2]). Die sezernierenden Zellen kleiden einen schlauchförmigen Hohlraum aus. Hierher gehören die Dünn- und Dickdarmdrüsen, welche einfache,

---

1) Statt des gebräuchlichen, aber hybriden Wortes intraepithelial.

2) Joh. Müller hat zuerst nach der Form der Enden acinöse und tubulöse Drüsen unterschieden. Unter Acinus oder Drüsenkorn haben aber die älteren Anatomen nicht das sezernierende Endstück, sondern die kleinsten Läppchen verstanden (an der Milchdrüse, den Speicheldrüsen), welche

gerade Schläuche darstellen (Fig. 89, *1*), die Magendrüsen des Fundus (gegabelte Schläuche (*3*)) des Pylorus (verästelte Schläuche mit gewundenen Enden (*4*)), die

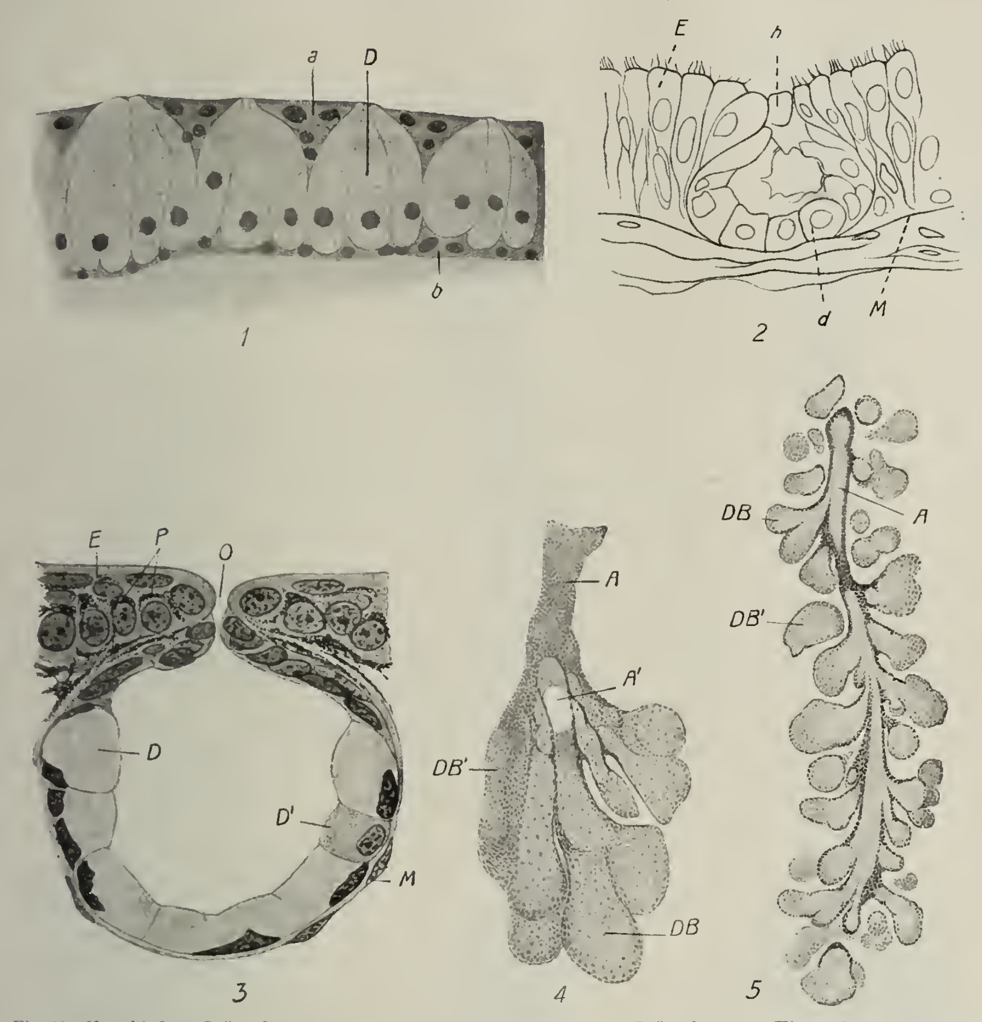


Fig. 88. Verschiedene Drüsenformen am Durchschnitt. *1* endoepitheliale Drüsenknospen. Kiemendarm der Neunaugenlarve (Ammocoetes). V. 580 (S.). *2* endoepitheliale Drüsenblase. Ductuli efferentes des menschlichen Nebenhodens. *h* Mündung der Drüsenblase V. 450 (S). *3* einfache exoepitheliale Drüsenblase (beerenförmige Drüse). Haut von Salamandra atra; *M* Membrana propria; *D*, *D'* Drüsenzellen in verschiedenen Funktionszuständen; *O* Mündung der Drüse; *E* Epithel der Haut; *P* Pigment. V. $\frac{180}{2}$. *4* zusammengesetzte beerenförmige Drüse. Talgdrüse von der Kopfhaut des Menschen. *DB* Drüsenblase; *DB'* angeschnitten; *A'* Ausführungsgang; *A* angeschnitten. V. 42. *5* reicher zusammengesetzte beerenförmige Drüse. Teil einer Meibomschen Drüse vom Menschen. V. 32.

Schweißdrüsen (zu Knäueln aufgewundene, meist unverästelte Schläuche (*2*)), die Duodenaldrüsen (reichlich verästelte und gewundene Schläuche (*5*)), die Niere (die

mit freiem Auge noch sichtbar sind, die aber ihrerseits noch aus einem verzweigten Gangsystem (vgl. Tafel III und Fig. 89, 5) bestehen. Um dieser Zweideutigkeit zu entgehen, bezeichnet man jetzt das sezernierende Endstück als Alveolus (W. Flemming).

kompliziertestе, aus zahlreichen verästelten und gewundenen Schläuchen zusammengesetzte Form).

3. Die tubulo-alveolären Drüsen. Sie bestehen aus baumartig verästelten

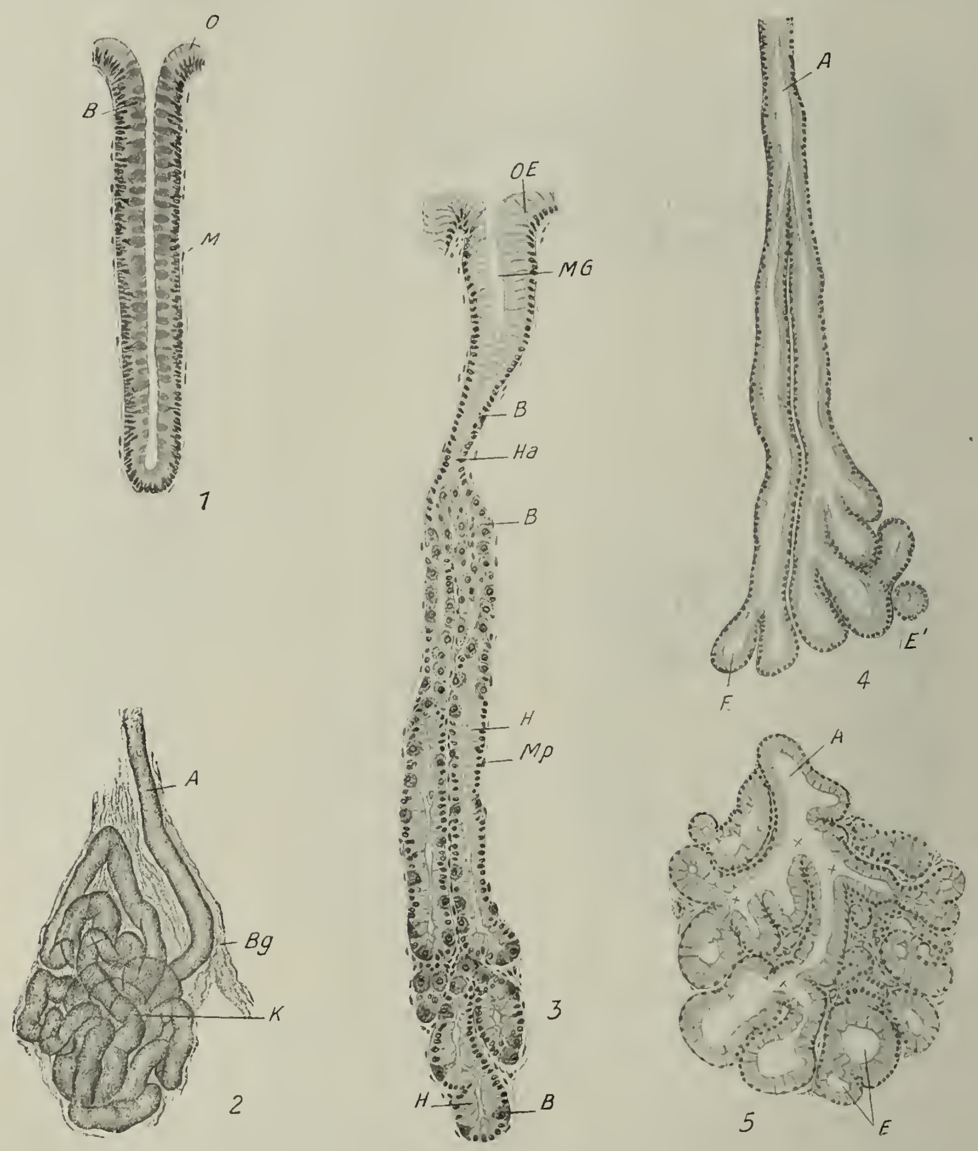


Fig. 89. Schlauchförmige (tubulöse) Drüsen mit Ausnahme von *2*, am Durchschnitt. *1* gerader unverästelter Schlauch. Colon. Mensch. *B* Becherzelle; *M* Membrana propria; *O* Oberflächenepithel. V. 110. *2* unverästelter Schlauch mit knäuelförmig aufgewundenem Ende *k*; Schweißdrüse, isoliert aus der Haut des Fußrückens mit Salpetersäure; *A* Ausführungsgang; *Bg* Bindegewebe. V. 80. (Nach H. Rabl aus Mraček.) *3* gespaltener Schlauch mit wenig verästeltem Ende. Magenfundusdrüse. Mensch. *B* Belegzellen; *H* Hauptzellen; *Ha* Hals der Drüse; *MG* Magengrübchen (Ausführungsgang); *Mp* Membrana propria; *OE* Oberflächenepithel. V. 110. *4* gespaltener Schlauch mit reichlicher geteilten und aufgewundenen Enden. Pylorusdrüse. Mensch. *E'* ein gewundenes Ende quer getroffen. V. 110. *5* reichlich verästelter und gewundener Schlauch, ein Drüsenkorn (acinus) bildend. Duodenaldrüse. Mensch. *A* schräg abgeschnittener Ausführungsgang; *E* blinde Schlauchenden. Die + zeigen die Verästelungsstellen des Schlauches an. V. 110.

Erklärung zu Tafel III

Fig. 90. *Ein primäres Läppchen (Acinus) der menschlichen Unterkieferspeicheldrüse, halbschematisch dargestellt. Das Zwischengewebe nicht berücksichtigt; die zwei oberen Gangsysteme (G) entfaltet und plastisch dargestellt, die drei durchschnittenen Gangsysteme nach Schnitten mit der Kamera gezeichnet, seröse Abschnitte rot, mucöse blau.*

- *D* *interlobulärer Ausführungsgang.*
- *E* *verästelter, rein seröser Schlauch.*
- *G* *entfaltete Gangsysteme mit den halbkugeligen Ausbuchtungen (Alveolen).*
- *He* *endständige Halbmonde (Gianuzzi-v. Ebner) mit Sekretkapillaren.*
- *Hs* *ein seitenständiger Halbmond.*
- *K* *Korbzellen, teilweise auch Zellen der Membrana propria.*
- *M* *verästelter Schleimschlauch.*
- *Sp* *Speichelröhren, längs und quer getroffen.*
- *st* *Schaltstücke.*
- *st[1]* *ein besonders kurzes solches in einen Schleimschlauch führend, dem drei — wahrscheinlich — Übergangshalbmonde aufsitzen, d. h. der sich in seröse Gangsysteme fortsetzt. Vergr. ca. 250.*

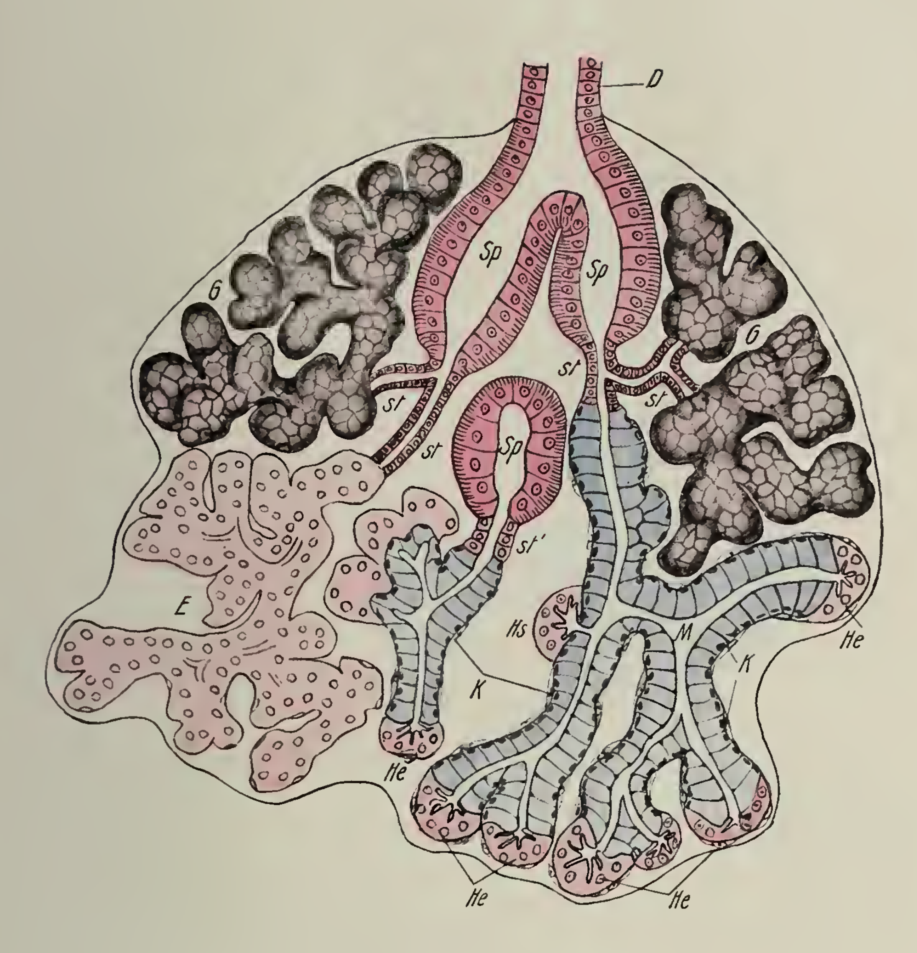


Fig. 90

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig

(Fig. 91), vielfach gewundenen, umeinander gelegten Schläuchen, die aber außerdem — frisch betrachtet — mit zahllosen, seitlichen Ausbuchtungen von rundlichem, halbkugeligem Umriß besetzt sind.

Bei dieser Form und Anordnung der sezernierenden Gänge ist es begreiflich, daß an frischen Isolationspräparaten an den Rändern der Läppchen kleine, rundliche Hervorragungen und an Durchschnitten vorwiegend Quer- oder Schrägschnitte der Schläuche zur Beobachtung kommen, was dann leicht den Eindruck macht, als ob die sezernierenden Endteile bläschenförmige Gebilde wären, wie dies auch in manchen Schemen, die solche Drüsen geradezu als traubenförmig darstellen, zum Ausdruck kommt. Diese Vor- und Darstellung ist aber falsch, denn man kann im frischen Zustande niemals ein Bläschen isolieren; in Wirklichkeit handelt es sich, wie gesagt, um lange verästelte, gewundene oder geknickte Schläuche, die reichlich mit rundlichen Ausbuchtungen besetzt sind (Taf. III).

Solche Formen, die also eine Verbindung von Schläuchen mit Alveolen vorstellen, kommen als Einzeldrüschen (die kleinsten Schleimdrüschen der Mund-Rachenhöhle, der Speiseröhre, des Respirationstraktes) oder als größere und große, aus zahlreichen Läppchen und wieder aus solchen zusammengesetzten Lappen aufgebaute Drüsenmassen vor, in denen die kleinsten Läppchen gleichsam einem solchen Einzeldrüschen entsprechen (Parotis, Submaxillaris, Sublingualis, Tränendrüse usw.).

Fig. 91. Durchschnitt durch ein tubulo-alveoläres Eiweißdrüschen der Zunge. Kaninchen. Chrom-Silber-Imprägnation nach Golgi. Das Ausführungsgangsystem (*A*, *A'*) bis in die Sekretkapillaren (*K*) imprägniert. Bei *D* Schwärzung ganzer Gänge mit aufsitzenden Alveolen. *E* Endbläschen. V. 160.

4. Die netzförmigen Drüsen. In seltenen Fällen anastomosieren die Ausführungsgänge der Drüsen netzartig; so bei der Leber.

Gelegentlich können auch netzförmige Verbindungen der Endstücke, so bei den Magendrüsen (Zimmermann) und Bulbourethraldrüsen (Braus), vorkommen.

Lange bekannt ist ein solches netzförmiges Kanalsystem beim Hoden (Rete testis), der ja auch wie eine zusammengesetzte tubulöse Drüse gebaut ist. Doch kann man die exokrinen Anteile der Keimdrüsen heute ebensowenig zu den Drüsen rechnen, wie manches andere, was früher als Drüse bezeichnet worden ist (z. B. Balgdrüsen, Steißdrüse).

Einen letzten Einteilungsgrund der Drüsen bildet endlich die Art ihrer Sekretion in morphologischer und chemisch-physiologischer Hinsicht. Vom ersten Gesichtspunkte aus hat man die Drüsen, welche nach Art der Becherzellen sezernieren, d. h. deren Zellen ein in ihrem Protoplasma gebildetes Sekret ausstoßen und wieder neu bilden, ohne daß die Zellen zugrunde gehen, als merokrine von den holokrinen (Ranvier, 1867) unterschieden; bei ersteren ist das Sekret ein flüssiges (kleine oder ekkrine (Schiefferdecker) Schweißdrüsen) oder es besteht aus Körnchen, die erst sekundär zerfließen, wie bei den Becherzellen, oder endlich, es wird, wie bei den großen Schweißdrüsen, Milch- und Mammardrüsen mit zungenförmigen Teilen des Protoplasmas abgeschnürt. Diese Form bildet gleichsam einen Übergang zu den holokrinen Drüsen

und wurde als apokrine (Schiefferdecker) bezeichnet[1]). Bei den holokrinen besteht das Sekret aus den umgewandelten Drüsenzellen, weshalb diese immer wieder neu gebildet werden müssen (Talgdrüsen, Meibomsche Drüsen).

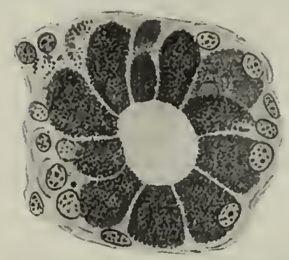


Fig. 92. Ein Schleimdrüsenschlauch (Glandula retrolingualis vom Maulwurf) mit fixierten Praemucinkörnchen im Querschnitt. Alkohol-Formalin, alkoholisches Muzikarmin. V. 720. (S.)

Während Mitosen in ersteren äußerst spärlich oder ganz ausnahmsweise gefunden werden, ist ein solcher Befund bei letzteren die Regel. Ein Zugrundegehen der Zellen bei der Sekretion wurde früher für viele Drüsen angenommen (R. Heidenhain); doch kann man Drüsen bis zur Erschöpfung reizen (C. Ludwig), ohne daß es zum Zerfall der Zellen kommt. Allerdings verändern sich diese, so daß sie gewöhnlichen protoplasmatischen Zellen ähnlich werden, doch können sie sich wieder erholen und neuerdings Sekret liefern.

Diese beiden Arten der Drüsensekretion können in Parallele gesetzt werden mit der Kutikularbildung einerseits (merokrin), der Verhornung anderseits (holokrin).

Nach der chemisch-physiologischen Beschaffenheit des Sekretes teilt man die merokrinen Drüsen im wesentlichen ein in Schleim- oder muköse und in Eiweiß- oder seröse Drüsen.

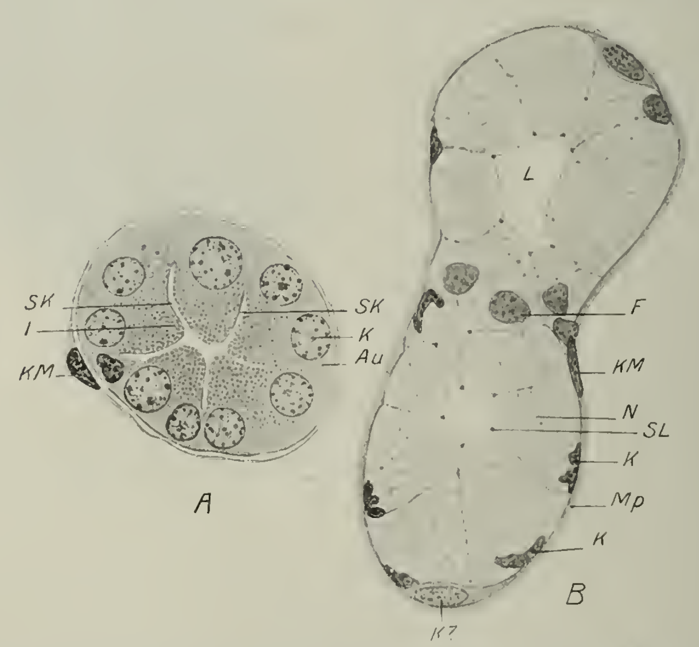


Fig. 93. A Eiweiß-, B Schleimdrüsenschlauch am Durchschnitt. Vom Zungengrund des Menschen. Au Körnchenfreie Außenzone einer Drüsenzelle; F Flachschnitt durch eine Knickung des Schleimdrüsenschlauches; I körnige Innenzone; K Kern der Drüsenzellen; KM Kern der Membrana propria; KZ Kern einer Korbzelle; L Lichtung des Drüsenschlauches; Mp Membrana propria; N netzige Masse in der Schleimdrüsenzelle; SK Sekretkapillaren; SL Schlußleisten. V. 740.

1) Diese sollen sich nicht nur durch den Sekretionstypus, sondern auch durch ihre Entwicklung, Verbreitung und funktionelle Bedeutung von den ekkrinen unterscheiden. Während erstere stets vom Haarkeim aus und zwar vor den Talgdrüsen entstehen, bei Tieren vorwiegend oder ausschließlich vorhanden sind und, beim Menschen, erst gegen die Pubertätszeit in Funktion treten, also in Beziehung zum Geschlechtsleben zu stehen scheinen, entwickeln sich die ekkrinen unmittelbar von der Epidermis aus und sind beim Menschen vorherrschend.

Erstere sondern ein schleimhaltiges, fadenziehendes, letztere ein dünnflüssiges, eiweißreiches Sekret ab.

Zu den ersteren gehören die kleinen Schleimdrüschen der Zungenwurzel, an der pharyngealen Fläche des weichen Gaumens, im Rachen und Ösophagus; ferner die Sublingualis und Retrolingualis der Nager und einiger anderer Tiere (Igel, Fledermaus, Rind, Ziege) und die Submaxillaris der Raubtiere.

Zu den serösen Drüsen gehören die Drüschen der Zunge in der Umgebung der Papillae circumvallatae und foliatae (Ebnerschen Drüsen), die Parotis des Menschen, die Submaxillaris der Nager, das Pankreas, die Tränendrüse und die verwandten Krauseschen und Wolfringschen Drüsen des Augenlides, die Bowmanschen Drüsen der Riechschleimhaut.

Die Schleimdrüsenzellen zeigen, ähnlich wie die Becherzellen, körnige Vorstufen des Sekretes, Praemucinkörnchen (Fig. 92), welche hauptsächlich im zentralen, d. h. der Lichtung zugewendeten Teile der Zellen aufgehäuft sind, während der periphere häufig fast frei davon bleibt.

Was über die Empfindlichkeit, Fixierbarkeit und Färbbarkeit dieser Körnchen bei den Becherzellen gesagt wurde, gilt auch hier.

Auch die serösen Zellen besitzen Sekretkörnchen (Fig. 93, *A*), deren Ansammlung im zentralen Abschnitte der Zellen zuerst am lebenden Kaninchenpankreas gesehen worden ist (Cl. Bernard). Diese Körnchen sind leichter zu fixieren, sind reichlich in der geladenen Drüse, fehlen der erschöpften und färben sich nicht mit Schleimfärbemitteln, sind eher oxyphil.

Außer durch die Färbbarkeit unterscheiden sich die beiden Drüsenarten auch noch dadurch, daß die Schleimdrüsen (*B*) weite Lichtungen, scharfe Zellgrenzen umd meist an die Basis gedrückte, in radiärer Richtung abgeplattete Kerne besitzen; auch sind hier die Zellenden durch Schlußleisten verbunden.

Dagegen besitzen die Alveolen der Eiweißdrüsen wenig deutliche Zellgrenzen, enge Lumina und runde, von der Basis abgerückte Kerne. Weiter dringen hier zwischen die Zellen drehrunde Kanälchen, sog. zwischenzellige Sekretkapillaren (Fig. 93, *A*, *SK*) ein, welche das Sekret in das Lumen der sezernierenden Schläuche leiten und mittels der Golgischen Schwarzfärbung dargestellt werden können (Fig. 91). Am längsten bekannt sind sie vom Pankreas, wo sie zuerst durch Injektion nachgewiesen worden sind.

Eine dritte Gruppe von Drüsen zeigt im Verlaufe desselben sezernierenden Schlauches teils serösen und teils mukösen Charakter; man bezeichnet sie als gemischte Drüsen. Hierher gehören die Drüsen der Lippen, Wange, der Zungenspitze, des Respirationstraktes und die Submaxillaris von Mensch, Pferd, Rind und Schaf; sie ist vorwiegend serös (mukoserös). Dagegen ist vorwiegend mukös (seromukös) die Sublingualis des Menschen, Pferdes, Schweines, Schafes und der Katze.

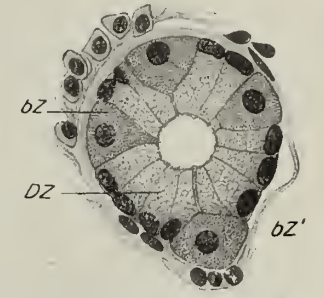


Fig. 94 Drüseuschlauch aus dem Magen (Cardia, Mensch) mit zweierlei Zellen im Querschnitt. *DZ* gewöhnliche Drüsenzellen; *bZ* Belegzellen; *bZ'* eine solche von der Drüsenlichtung abgedrängt. V. etwa 500 (S.).

Daß an einem Drüsenschlauch Zellen von verschiedener sekretorischer Bedeutung sitzen können, ist schon lange von den Fundusdrüsen des Magens bekannt. Während das Lumen dieser tubulösen Drüsen fast ausschließlich von einer starkkörnigen, aber sehr rasch nach dem Tode zerfallenden Zellart, den sog. Haupt- oder adelomorphen Zellen[1]) begrenzt wird (Fig. 94), finden sich zwischen ihnen oder diesen aufgelagert, rundliche

1) Von Rollett so genannt, weil sie sich mit Karmin nicht färben.

oder polyedrische Zellen einer zweiten Art, welche zum Teil das Lumen nur mittels kurzer Kanälchen (Sekretröhrchen) erreichen, die zwischen den Hauptzellen gelegen sind. Diese Zellen sind widerstandsfähig, erhalten sich auch in der Leiche und färben sich deutlich mit Karmin (delomorphe oder Belegzellen) und sauren Anilinfarben. Sie besitzen eingegraben in ihr Protoplasma ein korb- oder netzförmiges feinstes Gangsystem (binnenzellige Sekretkapillaren, Korbkapillaren), in welches das Sekret ergossen und durch das quere Kanälchen in den Hauptkanal geleitet wird.

In den gemischten tubuloalveolären Drüsen kann nun Verteilung und Anordnung der serösen und mukösen Drüsenzellen sehr verschieden sein. In den seromukösen Drüsen können den von Schleimzellen gebildeten Schläuchen (Fig. 95) seitlich oder am blinden Ende kleine Gruppen von serösen Zellen ansitzen, welche am Durchschnitt als sog. Halbmonde (Giannuzzi) erscheinen und mittels ihrer zwischenzelligen Sekretkapillaren in den Hauptgang münden (Fig. 96). Man unterscheidet diese Halbmonde, deren Bedeutung zuerst v. Ebner richtig erkannt hat, als seiten- und endständige (Taf. III).

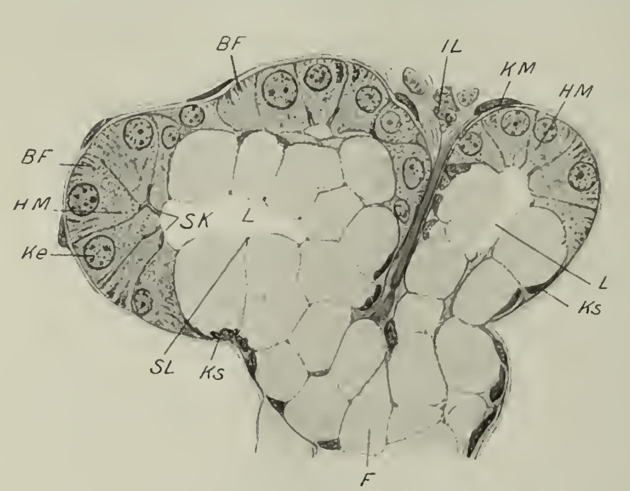


Fig. 95. Verzweigtes Ende eines Schleimschlauches. Teils axial, teils tangential (bei *F*) getroffen, mit endständigen Halbmondbildungen *HM*. Aus der Sublingualdrüse einer Hingerichteten; Erlickis Flüssigkeit mit Eisessig; *BF* Basalfilamente der Halbmondzellen; *IL* interlobuläres Bindegewebe; *KM* Kern der Membrana propria; *K* Kern der Eiweiß-, *Ks* Kern der Schleimzellen; *L* Lichtung des Schleimschlauches; *SK* Sekretkapillaren des Halbmondes; *SL* Schlußleisten. V. 500.

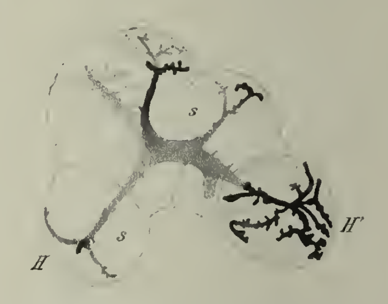


Fig. 96. Schnitt von der Glandula submaxillaris des Hundes. Golgi-Präparat von Prof. Retzius. Sekretgänge schwarz imprägniert. *H* Halbmond im Profil; *H'* in der Flächenansicht, die übrigen Halbmonde in Zwischenstellungen; *s* Schleimzellen. V. 700. (v. E.)

Ähnliche Halbmondbilder können nun durch verschiedene Verhältnisse hervorgerufen werden, müssen aber von den echten Halbmonden unterschieden werden.

So können in einer Drüse Schlauchabschnitte von mukösem in solche von serösem Charakter übergehen. Bei den mannigfachen Biegungen der Schläuche kann durch den Schnitt eine solche Übergangsstelle von dem Schleimschlauch so abgetrennt werden, daß an dessen Ende eine halbmondförmige Gruppe seröser Zellen stehen bleibt (Übergangshalbmond, Tafel III, Mitte).

Dann können in Schleimschläuchen kleinere und größere Gruppen von Schleimzellen durch Erschöpfung zu protoplasmatischen, serösen Zellen gleichenden Gebilden werden und durch den Schnitt wieder so abgetrennt werden, daß sie dem Schleimschlauch halbmondförmig aufzusitzen scheinen. Diese Form wurde hauptsächlich von Hebold und Stöhr beschrieben und kann kurz als Erschöpfungshalbmond bezeichnet werden. Er entbehrt stets der Sekretkapillaren.

Dieser Form an die Seite zu stellen wären Halbmondbilder in nicht fertig entwickelten Schleimdrüsen, in denen die Enden der Schläuche noch aus indifferenten protoplasmatischen Zellen bestehen und durch den Schnitt wieder halbmondförmige Gruppen dieser Zellen in Zusammenhang mit den fertigen Schleimschläuchen abgetrennt werden (Entwicklungshalbmonde).

Endlich können auch die Korbzellen (siehe unten), welche nach außen von den Drüsen-

zellen liegen, allerdings nur flache Halbmondbildungen (Korbzellenhalbmonde) vortäuschen (Fig. 93, *B*, *KZ*).

Um alle Möglichkeiten zu erschöpfen, durch welche Halbmonde vorgetäuscht werden können, sei auf das Vorkommen von Schleimzellengruppen im geschichteten Epithel mancher Ausführungsgänge und schließlich darauf hingewiesen, daß die basalen, protoplasmatischen Teile halbentleerter Schleimzellen auch als »Halbmonde« gedeutet worden sind (Phasenhalbmond).

An Stelle der Halbmonde können in sonst mukösen Drüsen kleinere Gangsysteme ganz aus serösen Zellen bestehen, was dann am Schnitt zu Bildern von Übergangshalbmonden führen kann.

Umgekehrt finden sich in vorwiegend serösen Drüsen kleinere Läppchen von mukösem Charakter eingeschaltet, deren Schläuche aber auch noch echte Halbmonde besitzen können.

Besondere Komplikationen kann in diesen Drüsen auch noch das Ausführungsgangsystem zeigen.

Nur in den kleinen Drüschen und in der Sublingualis münden die sezernierenden Endschläuche unvermittelt in die Ausführungsgänge (Fig. 97), welche von einem indifferenten kubischen, weiterhin an Höhe zunehmendem, vor der Mündung meist geschichtetem Epithel ausgekleidet werden.

Fig. 97. Übergang eines Schleimdrüsenschlauches *E'* in den Ausführungsgang *E*. Aus einer Schleimdrüse der Speiseröhre, Mensch. Müllers Flüssigkeit. *E'* Schleimdrüsenzellen; *B* Schleimschlauch im Querschnitt; *Mp* Membrana propria. V. 365 (S.).

In anderen Fällen, wie beim Pankreas, gehen die sezernierenden Endstücke in stark verdünnte, enge, von einer niedrigen,

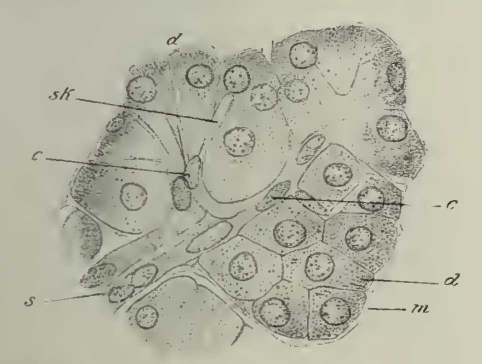


Fig. 98. Übergang eines feinsten Ausführungsganges (Schaltstück) *s* in einen sezernierenden Endschlauch vom Pankreas, 28jähr. Guillotinierter. Zenkers Flüssigkeit. *c* zentroazinäre Zellen; *d* Drüsenzellen im Profil mit streifiger Außenzone; *m* Membrana propria; *sk* Sekretkapillare. V. 700. (v. E.)

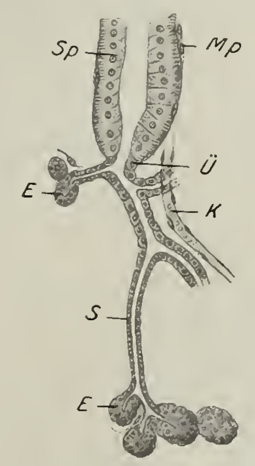


Fig. 99. Durch Zerzupfen einer frischen menschlichen Submaxillaris in $^3/_4\,\%$ NaCl-Lösung isoliertes Gangsystem (Schülerpräparat aus dem Übungssaal). Speichelrohr (*Sp*) übergehend (bei *Ü*) in die wiederholt sich teilenden Schaltstücke (*S*) und diese in die Anfänge der sezerniereuden Endschläuche (*E*). *K* anliegende Kapillare; *Mp* Membrana propria. V. 160.

platten Zellage ausgekleidete Röhrchen, die sog. Schaltstücke (Fig. 98) über, die ihrerseits erst in die Ausführungsgänge münden.



Fig. 100. Ein Speichelrohr aus der Ohrspeicheldrüse eines Hingerichteten. Quer. Zenkers Fl. Eisenhäm. V. 500.

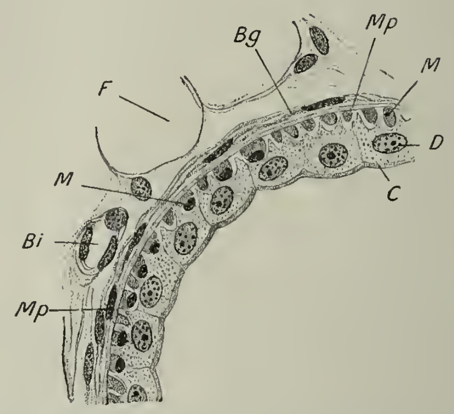


Fig. 101. Ein Teil eines quergetroffenen Schweißdrüßenganges aus der Achselhöhle. *D* Drüsenzellen; *C* Kutikularsaum; *M* quergetroffene Längsmuskelfasern; *Mp* Membrana propria; *Bg* lockeres Bindegewebe; *Bi* Blutgefäß; *F* Fettzelle. V. 500. (Nach H. Rabl aus Mraček.)

Noch verwickelter erscheint dieses Verhalten bei Parotis und Submaxillaris, in denen sich zwischen Schaltstücke (Fig. 99) und Ausführungsgänge noch ein verästeltes Gangsystem von besonderem Charakter, die sog. Speichelröhren einschieben. Während die gewöhnlichen Ausführungsgänge sich interlobulär verzweigen, finden die Verästelungen der Speichelröhren intralobulär statt (Fig. 90, Taf. III). Sie bestehen aus einem auffallend hohen, zylindrischen Epithel, dessen Zellen basal aufgefasert (Fig. 100) und stark oxyphil sind. Sie bräunen sich bei Luftzutritt lebhaft mit 1 % iger Pyrogallollösung und scheiden ein kalkreiches Sekret ab.

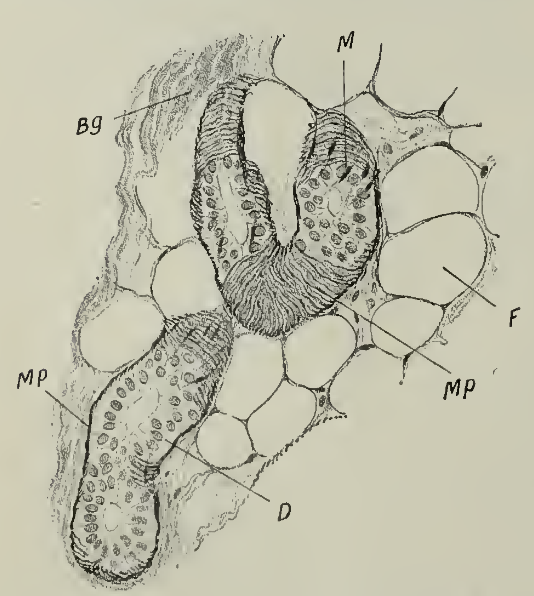


Fig. 102. Zwei Abschnitte aus einem Schweißdrüsenknäuel der Bauchhaut. Alkohol, schnelle Färbung mit sauerem Orceïn. *D* Drüsenepithel; *M* Muskelfasern; *Mp* die stark gefärbte Membrana propria teils von der Fläche, teils quer geschnitten; *F* Fettzellen; *Bg* Bindegewebe. V. 250. (Nach H. Rabl aus Mraček.)

Die Drüsenschläuche und -alveolen werden durch ein zartes, aber ungemein festes Häutchen von feinfaserigem Bau, die Membrana propria (Fig. 100 u. 101), vom umgebenden, gefäßführenden Bindegewebe, das zwischen alle Läppchen eindringt, getrennt. An den Schweißdrüsen läßt sich dieses Häutchen unter Umständen mit Säure-Orceïn färben (Fig. 102).

Bei manchen Drüsen liegen zwischen Membrana propria und Drüsenzellen noch platte Zellen (Fig. 93, *B*, *KZ*) anderer, wahrscheinlich kontraktiler Natur. Zweifellos muskulöser

Natur sind diese Zellen bei den Schweißdrüsen, wo sie längliche, einkernige Gebilde darstellen, deren Kern in der Mitte vorspringt. Sie sind parallel zur Längsachse des Drüsenschlauches angeordnet und springen an Querschnitten zähnchenartig in die Grundflächen der Drüsenzellen vor (Fig. 101). Man hat sie auch als myoepitheliale Zellen bezeichnet, da deren Lage nach innen von der Membrana propria ihre epitheliale Abstammung wahrscheinlich macht.

Bei den tubulo-alveolären, besonders bei den Schleimdrüsen sind es reich verästelte, die Alveolen korbartig umfassende Zellen, Korbzellen, welche sich mittels der Golgischen Methode schwarz imprägnieren (Fig. 103, *B*), aber auch an Freihandschnitten durch Material, das in Müllers Flüssigkeit oder 5%igem Ammoniumchromat erhärtet und mazeriert wurde, nach Auspinseln der Drüsenzellen isoliert darstellen lassen (*A*). In diesen Fällen ist also das Epithel als ein zweischichtiges zu betrachten.





Fig. 103. *A*. Zwei angeschnittene Alveolen einer Zungenschleimdrüse des Kaninchens. Müllers Flüssigkeit. Die Schleimzellen durch Pinseln entfernt. Membrana propria mit den innen anliegenden Korbzellen. V. 600. *B*. Anastomosierende Korbzellen von einer Eiweißdrüsenalveole der Zunge nach Golgi imprägniert. V. 500. (v. E.)

Feinere Bauverhältnisse der Drüsenzellen.

Fast in allen Drüsenzellen ist ein Zentriol, häufig in Form eines Diplosoms nachgewiesen, sogar in Becher- und Schleimzellen. Es liegt zwischen Kern und Oberfläche der Zelle, bald jenem, bald dieser mehr genähert. In den Schleimzellen kann es innerhalb der Schleimmasse in einem fadenartigen Stiel von Protoplasma enthalten gefunden werden.

In vielen Drüsenzellen lassen sich am fixierten Objekt eigentümliche fadenartige Elemente in den basalen Abschnitten, um den Kern gelagert nachweisen, welche man als Basalfilamente (Solger), Ergastoplasmafäden (Garnier) bezeichnet hat (Fig. 95, *BF*). Sie sind in den ruhenden Zellen am besten ausgebildet, besonders deutlich an den Pankreaszellen, deren basalem Abschnitt sie ein streifiges Aussehen verleihen; aber auch in der Submaxillaris und anderen Drüsen, wie an den Zellen der gewundenen Harnkanälchen kommen sie vor. Man hat diese Bildungen mit den basalen Streifungen der Speichelröhren verglichen — obwohl diese zweifellos auf einer wirklichen Auffaserung, Zerspaltung der Zellbasen beruht — und auf Plastosomen- oder -kontenreihen zurückgeführt. Aus den zentralen Teilen der Filamente sollen durch Zerfall die Sekretkörnchen hervorgehen, und so soll sich die Tatsache erklären, daß in der geladenen Zelle die Fadenbildungen viel spärlicher sind.

Auch das freie Ende mancher absondernder oder Drüsenzellen kann durch verschiedene Differenzierungen ausgezeichnet sein, die teils kutikularer Natur sind, wie z. B. die Bürstensäume in den Nierenkanälchen, an den Zellen der Schweißdrüsen-Ausführungsgänge, teils fadenartige Aufsätze, wie die Stereozilien der Zellen des Nebenhodenkanals oder des Amnions.

Weiter wurde in vielen Drüsenzellen ein Trophospongium, in anderen ein innerer Netzapparat nachgewiesen; in den Zellen des Pankreas z. B. soll beides nebeneinander vorkommen.

Während in vielen Drüsenzellen nur eine Art von Vorsekret ausgearbeitet wird, bzw. morphologisch nachweisbar ist, wie z. B. die Enzym- oder Eiweißkörnchen in den serösen, die Praemuzingranula in den Schleimdrüsen, kommen in anderen Drüsenzellen zwei, ja selbst drei morphologisch und mikrochemisch (färberisch) verschiedene Vorsekrete zur Beobachtung; so z. B. in der Prostata, den Cowperschen Drüsen u. a. Vielfach muß daneben auch noch eine flüssige Sekretion angenommen werden.

Entwicklung der Epithelien und Drüsen.

Die Mehrzahl der Epithelien geht unmittelbar aus den beiden Grenzblättern des Keimes hervor und läßt frühzeitig ein selbständiges Wachstum erkennen.

Die Anlage der Epidermis sondert sich bald in zwei Lagen: eine oberflächliche von stark abgeplatteten polygonalen (Fig. 104, *a*) und eine darunter gelegene Schichte am Schnitte kubisch bis zylindrisch erscheinender Zellen. Anfänglich findet Vermehrung der Zellen durch Mitose sowohl in der oberflächlichen als in der tiefen Schichte statt, und es stehen die Teilungsachsen der Mitosen in beiden Lagen senkrecht zur Oberfläche. In der tieferen Schichte treten sie auch bald parallel zur Oberfläche auf, wodurch das mehrschichtige Epithel entsteht; dann verschwinden die oberflächlichen Mitosen, und man trifft solche nur mehr in den basalen Lagen (Fig. 104, *b*); dies gilt auch für alle anderen Pflasterepithelien im ausgebildeten Zustande. Die oberflächliche Schichte, welche man als Epitrichial-, besser als Peridermalschichte bezeichnet hat, geht kurz vor oder nach der Geburt durch Abstoßung, bei den niederen Wirbeltieren durch die erste Häutung verloren.

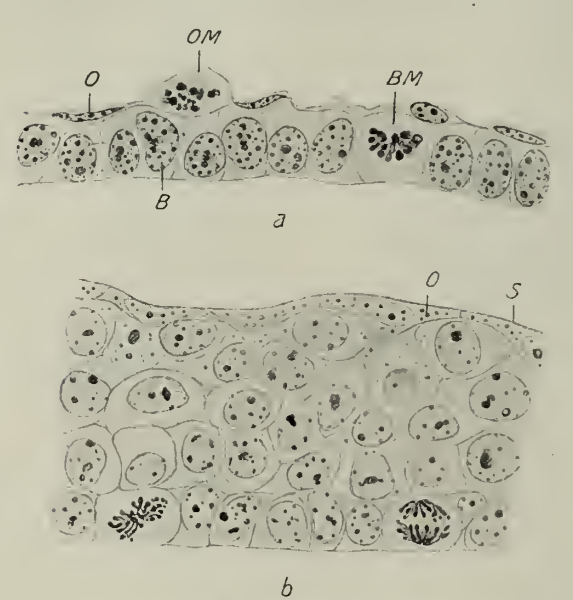


Fig. 104. Hautepithel von Mäuseembryonen am senkrechten Durchschnitt. Flemmings Gem.-Safranin. *a* von einem 8 mm langen; Mitosen in der oberflächlichen (*OM*) und tiefen Lage (*BM*); *b* von einem 16 mm langen; Mitosen, nur mehr in der Tiefe. Die oberflächlichen Zellen (*O*) mit basophilen Körnchen erfüllt, die besonders in einem Saume (*S*) dicht gereiht sein können (hier nicht dargestellt). V. 740.

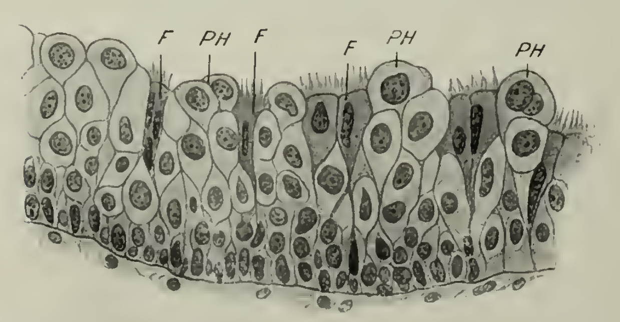


Fig. 105. Umbau des Ösophagusepithels vom 13—14 wöchigen Embryo. Müllers Fl. *F* zur Ausstoßung bestimmte Flimmerzellen; *PH* Plattenepithelhügel. V. 520 (S.)

Die aus dem unteren Keimblatte hervorgehende Auskleidung des Darm- und Respirationstraktes besteht zunächst aus einer einfachen Lage zylindrischer Zellen; aus ihr geht beim Menschen im Bereiche des Respirationstraktes und der Speiseröhre ein zweischichtiges Zylinderepithel hervor,

dessen Kerne sämtlich vom basalen Zellende abgewendet sind, und zwar infolge einer Glykogenansammlung im Fußteil der Zellen.

Die oberflächlichen Zellen werden dann zu Flimmerzellen, während die unteren durch reichlichere Teilung ein mehrreihiges Epithel herstellen. Dieser Vorgang führt im Respirationstrakte zur Entstehung des bleibenden mehrreihigen flimmernden Zylinderepithels. Im Ösophagus (Fig. 105) tritt ein Umbau dieses Epithels ein, indem die oberflächlichen Flimmerzellen allmählich ausgestoßen, die nachrückenden Zellen von ihrer Unterlage abgehoben und an der Oberfläche zu platten Zellen werden. So wird aus dem ursprünglich flimmernden Zylinderepithel das definitive geschichtete Plattenepithel.

Doch können Inseln des ursprünglichen Epithels an verschiedenen Stellen, besonders in den oberen seitlichen und im untersten Abschnitt der Speiseröhre stehen bleiben und Veranlassung zur Entwicklung inselförmiger Einlagerungen von Magenepithel oder Drüsen vom Typus der Kardiadrüsen im geschichteten Pflasterepithel geben.

Ähnliche Umbauerscheinungen, die man fälschlich auch als Metaplasie (Umwandlung der Flimmer- in Plattenzellen) gedeutet hat, kommen noch an anderen Stellen vor; so z. B. im Ureter des Pferdes, wo noch beim Fohlen vielfach Reste eines einfachen Zylinderepithels in dem später an seine Stelle tretenden Übergangsepithel gefunden werden.

Wachsende Epithelien, welche bindegewebige Oberflächen verbinden, wie z. B. die Augenlidränder oder Vorhaut und Eichel bei Embryonen, können sekundär Trennungen, Spaltungen durch Degeneration einer mittleren Zellenlage zeigen, wodurch zwei selbstständige Epithelblätter entstehen.

Umgekehrt können aber auch getrennte Epithellagen während der Entwicklung verwachsen, wodurch früher wegsame Röhren, wie z. B. der Kehlkopf oder das Duodenum menschlicher und tierischer Embryonen, sekundär unwegsam werden (physiologische Atresie des Duodenums beim menschlichen Embryo; Tandler). Auch die epithelialen Überzüge der Lidränder verwachsen erst sekundär (im 3. Fetalmonat), um sich kurz vor der Geburt wieder zu lösen.

Regeneration von Epithelzellen findet allenthalben dort statt, wo stärkerer Verbrauch ist; also vor allem in der Haut, den holokrinen Drüsen und in den Darmdrüsen. Sehr spärlich oder fehlend ist sie in den merokrinen Drüsen. Die Neubildung der Epithelzellen findet meist weit entfernt von der Stelle statt, wo die verbrauchten Epithelzellen abgestoßen werden. So sieht man, wie oben gezeigt wurde, in den geschichteten Pflasterepithelien die Zellteilung stets in den basalen Lagen, die Abstoßung an der Oberfläche.

Ein besonderer Fall liegt bei dem einfachen Zylinderepithel des Darms (vielleicht auch des Uterus) vor, wo die Vermehrung der Zellen ausschließlich in den tieferen Lagen der Darmdrüsenschläuche (Krypten) (bzw. in den Uterinschläuchen) stattfindet, während die an der Oberfläche (Zotten) abgestoßenen Zellen durch Nachschub von unten ersetzt werden.

Bei der mitotischen Teilung rücken die Kerne in den zylindrischen Zellen stets in eine höhere, d. h. dem Lumen zugewendete Schichte.

Von Epithel entblößte Flächen überhäuten sich in kurzer Zeit durch aktive Bewegung des Epithels (Oppel), indem sich teils das Epithel als Ganzes vorschiebt, teils einzelne Zellen sich aus dem Verbande loslösen, abrunden, zu flachen Gebilden werden, um dann wieder durch Zusammenschluß mit anderen Zellen die typische Form anzunehmen.

Die echten Drüsen nehmen alle ihren Ausgangspunkt von dem Oberflächenepithel, an dem ihr Ausführungsgang mündet. Meist sind es solide Epithelwucherungen, die sich als einfache (Fig. 106, 107), auch gegabelte Zapfen oder baumartige Ver-

ästelungen in die Tiefe einsenken. Die vorwachsenden Enden besitzen die Form keulen- oder kugelförmiger Anschwellungen (Fig. 108), in denen die Zellen sich reichlich mitotisch teilen. Die Aushöhlung findet sekundär von der Oberfläche her statt und



Fig. 106. Solide Anlage einer Schleimdrüse des Ösophagus. 7mon. Embryo. Zenkers Fl. Eisen-H. *DA* Drüsenanlage; *OE* Epithel der Speiseröhre. V. $\frac{380}{2}$.



Fig. 107. Solide Anlage einer Schweißdrüse vom Finger eines 4⅓mon. Embryo. Erlickis Fl. + Eisessig. *A* Ausführungsgang; *DK* Anlage des Drüsenknäuels; *M* tiefe, *H* oberflächliche (Horn-)Schicht der Haut. V. $\frac{380}{2}$.

schreitet gegen die weiterwachsenden Enden zu fort, währenddessen aber noch immer neue, solide Äste gebildet werden. Erst wenn alle Äste eine Lichtung erhalten haben, beginnt die histologische Differenzierung der Zellen. Die weitere Massenzunahme der Drüsen wird einerseits durch Auswachsen der Endanschwellungen zu langen, verästelten und vielfach gewundenen, mit seitlichen Ausbuchtungen versehenen Gängen, andererseits durch Größenzunahme der Zellen bewirkt.

Die Magen- und Darmdrüsen entstehen jedoch von Haus aus als hohle Anlagen (Fig. 109). Erstere in Form endoepithelialer Drüsenblasen (die vielleicht aus Knospen hervorgehen).

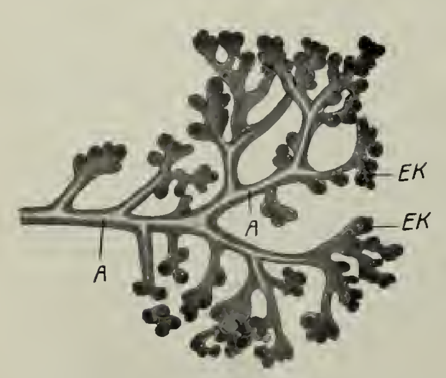


Fig. 108. Sprossende Parotis vom 12wöchigen Embryo nach Chievitz). *A* schon hohler Ausführungsgang; *EK* solide Endknospen. V. 15.



Fig. 109. Hohle Drüsenanlage. Senkrechter Schnitt durch die Magenschleimhaut eines fünfmonatigen Embryo. Pikrinsublimat. *b* Belegzellen; *dg* verästelter Drüsengang; *h* Hauptzellen; *mm* Muscularis mucosae; *oe* Oberflächenepithel. V. 520. (v. E.)

Bei den Dickdarmdrüsen kommen noch verwickeltere Vorgänge in Betracht, indem die ursprünglichen, hohlen Drüsenanlagen dadurch an Länge zunehmen, daß die beim Embryo auch hier vorhandenen Zottenanlagen von unten nach oben verwachsen und in das Bereich der Drüse aufgenommen werden. Dadurch erklärt sich auch die größere Länge der Dickdarmdrüsen im Vergleich zu den Dünndarmdrüsen.

Auch das drüsenartig verästelte Gangsystem der Lunge tritt von vornherein als hohles auf.

2. Die Binde- und Stützsubstanzen.

Sie bilden eine große Gruppe von sehr ungleichartigen Geweben, welche vorwiegend aus dem mittleren Keimplatte stammen. Neben sehr harten Geweben, wie Knochen und Zahnbein, umfassen sie die weichsten und zartesten Strukturen, wie das lockere Zellgewebe zwischen den Muskelfasern, den epithelialen Anteilen der Drüsenläppchen usw. Gemeinsam ist ihnen allen, daß sie den höheren, animalen Geweben als Stütze oder Umhüllung dienen, so daß in ihrem jeweiligen Aufbaue die mechanisch-funktionelle Beanspruchung deutlich zum Ausdruck kommt. Man hat die ganze Gruppe auch als mechanische Gewebe oder Bau(tektonische)gewebe bezeichnet.

Dementsprechend sind die Zellen, welche das Stützgewebe zusammensetzen, wesentlich modifiziert und stellen druckelastische Blasen dar, oder die Zellen treten, im Gegensatz zum Epithelgewebe, ganz zurück gegenüber einer der mechanischen Beanspruchung angepaßten Interzellular- oder Grundsubstanz. Diese ist oft so massenhaft vorhanden, daß man die Gewebegruppe auch als Grundsubstanzgewebe bezeichnen wollte, was jedoch nur für einen Teil dieser Gewebe zutreffen würde.

Das Stützgewebe des Zentralnervensystems, welches vom rein funktionellen Standpunkt auch hierher gehören würde, stammt aus dem oberen Keimblatte und zeigt einen ganz eigenartigen Bau, so daß man es unter dem Namen der Neuroglia abgetrennt hat. Doch kann bei niederen Tieren (Arthropoden) die Stütz- und Bindesubstanz des ganzen Körpers ebenfalls aus dem oberen Keimblatte gebildet sein.

Andererseits entsteht das primitivste embryonale Stützorgan der Wirbeltiere, die Chorda dorsalis, aus dem unteren Keimblatte, so daß eine strenge genetische Beschränkung der Stütz- und Bindesubstanzen auf das mittlere Keimblatt nicht möglich ist.

Die einzelnen Formen der Stütz- und Bindesubstanzen gehen vielfach unmerklich ineinander über, ohne daß man aus diesen räumlichen Übergängen auch auf genetische schließen dürfte. Sie können sich auch im Aufbau gleichnamiger Organe gegenseitig vertreten, so daß man dasselbe Organ bei verschiedenen Tieren von verschiedenen Formen dieses Gewebes gebildet sieht.

Diese Substitutionsfähigkeit ist schon lange bekannt (Reichert, 1845) und als ein Hauptgrund für die Zusammengehörigkeit aller dieser Gewebe hervorzuheben.

Man rechnet hierher: 1. das Bindegewebe im engeren Sinne des Wortes und die vornehmlich druckfesten, stützenden Formen, nämlich 2. das chordoide, 3. das chondroide Stützgewebe, 4. das Knorbelgewebe, 5. das Knochengewebe, dem das Zahnbeingewebe sich als besondere Form anschließt.

In den grundsubstanzreichen Formen sind ein immer wiederkehrendes Strukturelement eigentümliche Fasern, die man als Bindegewebsfasern bezeichnet hat, obwohl sie ebenso im Knochen, Knorbel, in den Sehnen und Bändern usw. vorkommen. Sie sind eigentlich Bündelchen von Fibrillen, welche histologisch durch ihre große Einförmigkeit charakterisiert sind, indem sie feinste, glatte, unverzweigte Fäden darstellen, deren Dicke nicht mehr direkt meßbar ist, sondern an der Grenze der Unterscheidbarkeit liegt und auf 0,3 — 0,5 μ geschätzt werden kann.

Obwohl sich diese Fibrillen durch einfaches Zerzupfen z. B. einer Sehne darstellen lassen (Fig. 110), ist doch ihre Länge nicht zu bestimmen. In Sehnen sind

sie jedenfalls von sehr bedeutender Länge, wahrscheinlich so lang als die Sehne selbst.

Diese Fibrillen sind meist zu Bündeln vereinigt, die am herausgeschnittenen Objekt wellige Biegungen und die Fibrillen in paralleler Anordnung zeigen, so daß sie an eine Haarlocke erinnern.

Mit schwächeren Objektiven betrachtet, erscheinen die Bündelchen von bräunlicher Farbe, die davon herrührt, daß die Struktur nicht völlig aufgelöst wird. An sich sind sie vollständig farblos.

Ihrer chemischen Natur nach bestehen sie aus leimgebender Substanz; wenn man sie kocht, so erhält man eine Lösung, die in der Kälte erstarrt. Diese Gallerte ist eine stickstoffhaltige Substanz, die durch weitere Zerfällung in Glykokoll, Leucin und Tyrosin zerspalten werden kann. Dieser Bindegewebsleim ist durch Säuren, mit Ausnahme der Gerbsäure, nicht fällbar, ebenso nicht durch schwere Metallsalze, mit Ausnahme des Sublimates. Er ist von den Eiweißkörpern verschieden, indem ihm deren allgemeine Reaktionen mangeln; einige hat er aber mit ihnen gemeinsam: so die Xanthoproteïnsäurereaktion, das Gelbwerden beim Kochen mit Salpetersäure, und die Rotfärbung mit dem Millonschen Reagens.

Fast völlig übereinstimmend ist der Knochenleim; dagegen ist der aus Knorpel und aus der Hornhaut gewonnene durch die Fällbarkeit mit Essigsäure und Metallsalzen verschieden.

Fig. 110. Durch Zerzupfen isolierte leimgebende Fibrillen aus einem Bündel des Epineuriums vom Menschen. V. 740.

Die Fibrillen enthalten den Leim nicht als solchen, sondern nur seine Vorstufe, das Kollagen. Daher hat man sie auch als kollagene oder leimgebende Fibrillen bezeichnet.

In verdünnten Säuren und Alkalien quellen die Fibrillen, so daß sie unsichtbar werden, ohne jedoch gelöst zu sein. Wie schon Henle gezeigt hat, kann man durch vorsichtige Neutralisation eines solchen Präparates die Fäserchen wieder deutlich hervortreten machen, worauf dann bei Überschuß an Säure oder Alkali neuerdings Quellung auftritt. In der Säure findet auch eine Verkürzung mit gleichzeitiger wesentlicher Verdickung in der Querrichtung statt. Bei längerer Säurewirkung gehen die Fibrillen schließlich in Lösung.

Diese Erscheinung, daß die Fibrillen gleichsam labile Gebilde sind, hat Reichert zu der Annahme geführt, daß es sich nur um Spaltungsprodukte einer an sich gleichartigen Masse handelt, etwa wie bei den Blättern eines spaltbaren Kristalles (Glimmer, Gips). In der Tat erscheinen unverletzte Kristalle für das freie Auge vollkommen homogen und lassen sich doch in Blätter und Schichten spalten, die vorher in ihnen nicht vorhanden waren. Man kann jedoch die Fibrillen an Querschnitten von gefrorenen oder getrockneten Sehnen als feinste Pünktchen sehen. Auch kann man die Fibrillen auf rein chemischem Wege, durch Mazerieren in Kalk- (12—24 Stunden) oder Baryt-

wasser (6 – 8 Stunden), mit nachfolgendem Schütteln isolieren. Diese Erscheinung beruht auf der Löslichkeit einer die Fibrillen verbindenden, von ihnen verschiedenen Substanz, die man als Kittsubstanz bezeichnet hat. Sie besteht nach Rollett aus eiweiß- und schleimartigen Stoffen.

Anorganische Säuren bringen in stärkeren Konzentrationen (2—5 %) die Fibrillen nicht zur Quellung; diese tritt erst bei Verdünnung der Säure, und zwar in mit der Verdünnung steigendem Maße auf und erreicht z. B. bei Salpetersäure von 1 : 5000 ihr Maximum (Zachariades).

Starke Salzlösungen (12—15 %ige Kochsalzlösung) vermögen die Säurequellung zu verhindern. Auch stärkere Lösungen von Natrium- oder Lithiumsulfat verhindern die Quellung, welche unfehlbar eintreten würde, wenn man z. B. mit 2 %iger Salpetersäure behandelte, nicht gequollene Sehnen oder Knochen einfach auswaschen und so die in ihnen enthaltene Säure verdünnen würde.

Wasser verändert die Fibrillen nicht; gegen Mazeration sind sie auffallend widerstandsfähig; absoluter Alkohol bringt sie zum Schrumpfen und macht sie durchsichtig, ähnlich wie einfaches Trocknen. Kollagenes Gewebe wird von Pepsin und Trypsin in saurer Lösung verdaut, nicht aber von Trypsin in neutraler oder schwach alkalischer Lösung.

Sehr bemerkenswert sind die physikalischen Eigenschaften der kollagenen Fibrillen. Vor allem sind sie von großer Zugfestigkeit, d. h. setzen der Trennung ihrer Teilchen in der Längsrichtung einen großen Widerstand entgegen, besitzen also einen großen Elastizitätsmodul. An Sehnen, die aus parallelen solchen Fibrillen bestehen, konnte ihre Zugfestigkeit auf mehr als 6 kg auf den Quadratmillimeter als Querschnitt festgestellt werden, was bei einer Achillessehne des Menschen etwa 500 kg entsprechen würde. Dabei sind sie kaum dehnbar, besitzen eine sehr geringe Elastizitätsbreite; Eigenschaften, die für die funktionellen Leistungen der Sehnen von größter Bedeutung sind.

Weiter sind sie anisotrop, d. h. von verschiedener physikalischer Beschaffenheit nach verschiedenen Richtungen des Raumes. Heißes Wasser bewirkt an ihnen eine auffallende und plötzliche Verkürzung in der Längsrichtung bei gleichzeitiger Dickenzunahme. Doch findet dabei keine wesentliche Gewichts- oder Volumsvermehrung durch Wasseraufnahme statt, wie bei der Quellung. Das geht am besten daraus hervor, daß man dieselbe Verkürzung der Sehne erzielen kann, wenn man sie einfach erhitzt, indem man sie auf erwärmtes Quecksilber legt (L. Hermann und Engelmann).

Die Fibrillen müssen also in der Längsrichtung eine andere molekulare Anordnung besitzen als in der Querrichtung. Eine solche zusammengeschnurrte Sehne ist durchscheinend geworden und läßt die Fibrillen nicht mehr deutlich erkennen, weil sie dicht aneinandergepreßt sind. Sie treten wieder deutlicher hervor, wenn man die Sehne dehnt.

Besonders wichtig ist die mit diesen Erscheinungen in Zusammenhang stehende optische Anisotropie der Bindegewebsfibrillen, welche in ihrer Doppelbrechung sich geltend macht. Das Licht pflanzt sich in ihnen mit ungleicher Geschwindigkeit in verschiedenen Richtungen fort, und zwar in der Längsrichtung, welche zugleich ihrer optischen Achse entspricht, rascher, als in der darauf senkrechten, was einem optisch positiv einachsigen Körper entspricht.

Um die Erscheinungen der Doppelbrechung zu untersuchen, bedient man sich des polarisierenden Mikroskopes.

Dieses ist im wesentlichen so eingerichtet, daß über und unter dem optischen Apparat ein Nicolsches Prisma angebracht ist. Darunter versteht man ein Prisma aus Kalkspat, das diagonal auseinandergeschnitten und so aus den zwei Stücken mit Kanadabalsam zusammengekittet ist, daß nur eine der Lichtwellen (die außerordentliche) hindurchgehen kann, während die andere (stärker brechbare, ordentliche) durch totale Reflexion unwirksam gemacht wird (Fig. 111).

Bringt man ein solches Prisma über dem Spiegel unter dem Objektiv an, so wird das Objekt von Licht durchleuchtet, welches nach der Undulationstheorie nur in einer einzigen, zur Fortflanzungsrichtung des Lichtes senkrechten Richtung schwingt. Man bezeichnet solches Licht als polarisiert im Gegensatze zu dem gewöhnlichen Lichte, dessen Schwingungen in allen möglichen Richtungen senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung erfolgen. Die Ebene, in welcher das polarisierte Licht schwingt, steht senkrecht zu der sog. Polarisationsebene.

Fig. 111. Gang der Lichtstrahlen durch ein Nicolsches Prisma.

Das Prisma, welches das polarisierte Licht erzeugt, heißt Polarisator.

Um das polarisierte Licht als solches zu erkennen, wird über dem Okular ein zweites solches Prisma angebracht, der Analysator. Da durch ihn das Gesichtsfeld sehr verengt wird, ist es zweckmäßiger, das analysierende Prisma im Inneren des Okulars, zwischen Kollektiv- und Augenlinse anzubringen; nur muß man dazu Prismen mit geraden Endflächen verwenden. Bei den früher gebräuchlichen schiefen Endflächen wurden die Bilder verzerrt.

Stellt man nun die beiden Prismen so, daß sich ihre Polarisationsebenen unter rechten Winkeln kreuzen, so können die vom Polarisator kommenden Lichtwellen im Analysator sich nicht fortpflanzen, d. h. das Gesichtsfeld wird dunkel erscheinen, während bei Parallelstellung der Polarisationsebenen das Licht ungehindert durch den Analysator hindurchgeht und daher das Gesichtsfeld hell erscheint.

Bringt man bei gekreuzter Stellung der Prismen einen nicht doppelbrechenden Körper auf den Objekttisch, so wird man von ihm nichts wahrnehmen, da er das Licht ungehindert durchläßt.

Ist der Körper aber selbst doppelbrechend, dann wird er bei gewissen Stellungen im dunkeln Gesichtsfeld aufleuchten. Um diese Stellung zu ermitteln, muß eine Vorrichtung vorhanden sein, welche die Drehung des Objektes um die optische Achse des Mikroskopes ermöglicht. Dies wird erreicht; indem man auf dem Objekttisch einen horizontal drehbaren Ring anbringt, auf welchem das Objekt liegt oder besser, wegen der genaueren Zentrierung, wenn der Oberkörper des Mikroskopes um eine vertikale Achse drehbar gemacht wird, während der Analysator in seiner Lage festgehalten wird. Dreht man nun einen doppeltbrechenden Körper zwischen den gekreuzten Nicols im dunklen Gesichtsfeld um 360° herum, so wird er jedesmal im Maximum aufleuchten, wenn seine Polarisationsebenen die Polarisationsebenen der Nicolschen unter 45° kreuzen.

Die Erscheinungen der Doppelbrechung hat man an Kristallen kennen gelernt. Die Kristalle der nichtregulären Systeme besitzen die Eigenschaft der doppelten Lichtbrechung, die auf einer verschiedenen molekularen Beschaffenheit der Kristalle nach verschiedenen Richtungen des Raumes beruht.

An den Kristallen des hexagonalen und tetragonalen Systems kann man eine optische Achse unterscheiden, in welcher sich das Licht in gewöhnlicher Weise fortpflanzt. Senkrecht darauf wird aber das Licht in zwei senkrecht zueinander polarisierte Wellen zerlegt, die sich mit verschiedener Geschwindigkeit durch den Kristall fortpflanzen. Die eine, welche sich in allen Richtungen des Kristalles mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzt, wird als ordentliche, die andere, welche nur in der Richtung der optischen Achse (zugleich Hauptachse des Kristalles) sich mit derselben Geschwindigkeit wie die ordentliche, sonst aber mit größerer (negative Kristalle) oder geringerer (positive Kristalle) Geschwindigkeit, als die ordentliche Welle sich fortpflanzt, als außerordentliche Welle bezeichnet.

Zu den optisch negativen Kristallen gehört z. B. der Kalkspat (Doppelspat), zu den optisch positiven z. B. der Bergkristall.

Außer den Kristallen von dem bezeichneten Charakter, die dem hexagonalen und tetragonalen Systeme angehören und die man als optisch einachsig bezeichnet, gibt es noch optisch zweiachsige Kristalle, bei welchen beide polarisierte Wellen ungleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeiten nach verschiedenen Richtungen besitzen, deren Elastizitätsellipsoit (siehe S. 107) also drei ungleich lange Achsen besitzt. Hierher gehören die rhomischen, monoklinischen und triklinischen Kristalle, z. B. Gips[1]).

1) Bei den optisch zweiachsigen Kristallen fallen die Richtungen der optischen Achsen, in welchen sich beide Wellen mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzen, nicht mit Polarisationsebenen zusammen und haben daher eine ganz andere Bedeutung als die optischen Achsen der einachsigen Kristalle.

Wenn man sich vorstellt, daß in einem optisch einachsigen Kristall von einem Punkte eine Lichterregung ausgeht, so breitet sich die ordentliche Welle entsprechend einer Kugeloberfläche aus, indem den schwingenden Ätherteilchen nach allen Richtungen derselbe Widerstand entgegengezetzt wird, oder mit anderen Worten, die optische Elastizität nach allen Richtungen die gleiche ist. Ist dies nicht der Fall, ist der Widerstand nach einer Richtung größer oder geringer, dann wird die Welle nicht mehr entsprechend einer Kugelfläche sich ausbreiten können; diese Oberfläche wird vielmehr der eines Rotationsellipsoides entsprechen, und zwar im ersten Falle der eines durch Rotation um die kurze Achse entstandenen Ellipsoides — negativer Kristall: im letzten Falle der eines durch Rotation um die lange Achse entstandenen Ellipsoides — positiver Kristall.

Schleift man sich aus einem einachsigen Kristall ein Plättchen parallel zur optischen Achse (sog. Hauptschnitt) und läßt Licht hindurchgehen, so wird jede eintretende Welle in zwei senkrecht zueinander polarisierte Wellen zerlegt, die sich mit ungleicher Geschwindigkeit fortpflanzen. Durch die ungleiche Eortpflanzungsgeschwindigkeit der beiden Wellen sind die Bedingungen der Interferenz gegeben. Treffen Wellen von gleicher Richtung und Phase zusammen, so werden sie sich durch Summierung verstärken, es tritt erhöhte Helligkeit auf. Schwingen sie nach entgegengesetzter Richtung, so werden sie sich schwächen. Dies kann auch eintreten, wenn sie in gleicher Richtung, jedoch in ungleicher Phase schwingen. Kommt die eine Welle z. B. um $1/2\ \lambda$ zu spät, so werden ihre Schwingungen genau entgegengesetzt sein und sich aufheben, d. h. es wird Dunkelheit eintreten.

Das Maß der Verzögerung der Schwingungen der einen Welle gegenüber der anderen oder der Gangunterschied der beiden Wellen hängt von der Dicke des Objektes ab und ist für die verschiedenen Farben des Spektrums entsprechend der vom Rot gegen Violett abnehmenden Wellenlängen verschieden.

Je dünner also das Kristallplättchen ist, desto geringer wird die Phasendifferenz der austretenden und interferierenden Strahlen sein.

Beim Durchgang von polarisiertem Licht zeigen solche Kristallplatten Farben, wenn ihre Hauptschwingungsrichtungen mit den Polarisationsebenen der Nicols einen Winkel von 45° bilden. Die Farben hängen, wie oben auseinandergesetzt wurde, von der Dicke der Kristallplatte ab.

Legt man nun eine Anzahl von Kristallplättchen so übereinander, daß eines den freien Rand des anderen immer etwas überragt oder umgekehrt hinter ihm zurückbleibt, so erhält man einen Keil, welcher im Polarisationsmikroskop, von der Schneide zum Rücken verfolgt, eine Folge von immer lebhafteren Farben gibt.

Man kann sich einen solchen Keil auch durch einfaches schräges Abschleifen einer Kristallplatte, die parallel zur optischen Achse geschnitten ist, herstellen.

Die Farben sind sowohl zwischen gekreuzten als zwischen parallelen Nicols sichtbar, nur sind es im zweiten Falle die Komplementärfarben des ersten.

Aber auch ohne Polarisation kann man sich diese Farbenfolge am Newtonschen Farbenglase zur Anschauung bringen. Preßt man eine sehr schwach konvexe Linse auf eine ebene Glasplatte, so wird zwischen beiden eine Luftschichte sein, deren Dicke vom Berührungspunkte der Gläser, wo sie Null beträgt, nach außen keilförmig zunimmt. Die Lichtstrahlen, welche durch doppelte Reflexion zwischen beiden Gläsern zur Interferenz kommen, erleiden durch die zunehmende Dicke der Luftschicht Phasen- oder Gangunterschiede, und somit müssen Farbenringe entstehen, wenn man im diffusen Tageslicht beobachtet, im monochromatischen Lichte eine Folge heller und dunkler Ringe, je nachdem sich die interferierenden Wellen verstärken oder auslöschen.

Die Farbenringe sind auch im durchfallenden Lichte sichtbar, sind da aber schwächer und komplementär zu jenen im reflektierten Lichte. Letztere entsprechen den Farben, welche ein Gipskeil zwischen gekreuzten Nicols gibt.

Wo sich die Gläser berühren, sieht man keine Farbe, resp. schwarz, dann eisengrau, dann folgt lavendelgrau, helleres Grau, grünlichweiß, reines Weiß, gelblichweiß, blaß strohgelb, strohgelb, hellgelb, braungelb, totorange, rot, tiefrot, purpur. Man nennt diese Farben die Farben erster Ordnung; dann folgen die Farben:

2. Ordnung	3. Ordnung	4. Ordnung	5. und 6. Ordnung
Violett	Violett	Hellviolett	Hellblau
Indigo	Blau	Bläulichgrün	Hellgrün
Blau	Grün	Grün	Weißlich
Grün	Gelb	Hellgrünlichgelb	Hellrot
Gelb	Rosaorange	Hellgelblichrot	
Orange	Rot	Hellrot	
Rot			

Mit zunehmender Dicke ist dann nur mehr ein Wechsel von grünlichen und rötlichen Farbentönen zu sehen, die schließlich in Weiß, das sog. Weiß höherer Ordnung, übergehen.

Die roten Töne sind diejenigen, welche die auffallendsten Übergänge zeigen; einerseits nach der dünnen Seite hin durch Orange in Gelb, nach der dickeren durch Violett in Blau. Man hat daher dieses Rot als Übergangsfarbe (teinte de passage) bezeichnet.

Analog, wie bei den Kristallplatten, entstehen nun auch bei organischen doppeltbrechenden Körpern Farben durch Interferenz bei der Untersuchung im polarisierten Licht.

Um nun den Charakter der Doppelbrechung eines solchen Körpers zu bestimmen, verfährt man in folgender Weise: Zunächst muß man die optische Achse dadurch ermitteln, daß man den Körper nach den verschiedenen Richtungen (Längs- und Querschnitt) zwischen gekreuzten Nicols auf seine Doppelbrechung untersucht. Jene Richtung, um welche gedreht, der Körper in allen Azimuthen dunkel bleibt, ist die optische Achse. Das ist z. B. bei der Sehne der Fall, wenn man sie im Querschnitt untersucht. Ihre optische Achse ist daher in ihrer Längsrichtung gelegen.

Dann vergleicht man die Doppelbrechung mit der eines bekannten Kristalls. Man bringt z. B. ein dünnes Gipsplättchen zwischen die gekreuzten Nicols, welches so orientiert wird, daß seine erste Mittellinie, d. i. die Schwingungsrichtung der langsamer sich fortpflanzenden Welle die Polarisationsebenen unter 45° kreuzt, das dunkle Gesichtsfeld in Rot I. Ordnung erhellt. Ferner muß man bestimmen, in welcher Richtung der rascher und weniger rasch sich fortpflanzende Strahl der Gipsplatte schwingt, mit anderen Worten, in welcher Richtung die längere oder kürzere Ellipsenachse liegt. Nach einem von Biot angegebenen Verfahren dreht man die Gipsplatte, welche zwischen gekreuzten Nicols so orientiert ist, daß sie im Maximum hell erscheint, um die Richtungen, welche die Polarisationsebenen unter 45° schneiden. Es sind dies die Schwingungsrichtungen der beiden polarisierten Wellen.

Steigt beim Drehen die Farbe, so ist dies die Schwingungsrichtung der langsamer sich fortpflanzenden Welle, sinkt sie, dann jene der rascher sich fortpflanzenden Welle. Erstere Richtung entspricht dem Hauptschnitte eines optisch positiven Kristalles und eine dieser Richtung mit der optischen Achse parallel orientierte doppeltbrechende Substanz macht die Farbe der Gipsplatte steigen, wenn sie optisch positiv wirkt, dagegen sinken, wenn sie optisch negativ ist.

Man bezeichnet diese Richtnng daher auch als Additionsrichtung, die darauf senkrechte als Subtraktionsrichtung.

Macht man nun den Versuch mit einer dünnen (Mäuse- oder Rattenschwanz-) Sehne oder besser zwei rechtwinkelig gekreuzten, in Lack eingeschlossenen Sehnen (einem sog. Sehnenkreuz) und bringt dieses zwischen die gekreuzten Nicols über die Gipsplatte Rot I. Ordnung, die so orientiert ist, daß ihre Additionsrichtung von links hinten nach rechts vorne geht, so werden die Sehnen verschwinden, wenn ihre Längsrichtung (optischen Achsen) parallel mit den Polarisationsebenen stehen, dagegen werden sie im Maximum farbig aufleuchten, wenn sie die rechten Winkel, die die Analysator- und Polarisatorebene miteinander bilden, halbieren, und zwar wird die von links hinten nach rechts vorne laufende, also mit der Additionsrichtung zusammenfallende Sehne in steigender Farbe blau (Fig. 112, Taf. IV), die darauf senkrechte in sinkender Farbe gelb erscheinen, das heißt, die Sehne, beziehungsweise die sie zusammensetzenden kollagenen Fibrillen sind positiv einachsig doppeltbrechend, mit der optischen Achse in ihrer Längsrichtung.

Die Doppelbrechung der Kristalle hängt mit ihrer molekulären Struktur zusammen; mit der Anordnung der Moleküle nach verschiedenen Richtungen, was in der verschiedenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes in diesen Richtungen zum Ausdruck kommt.

Man hat nun die Doppelbrechung der organischen Substanzen ebenfalls auf eine solche kristallinische Struktur zurückführen wollen. Sicher gibt es unter den Kutikularbildungen solche von kristallinischer Struktur, z. B. die Prismenschicht der Muschelschalen. Das ist aber nur ein Ausnahmsfall.

Brewster hat nun im Beginn des 19. Jahrhunderts nachgewiesen, daß Doppelbrechung auch an isotropen Körpern, wie z. B. Glas, Leimgallerte, Augenlinsensubstanz, durch Druck oder Zug hervorgerufen werden kann.

Bringt man einen Glaswürfel unter das Mikroskop zwischen gekreuzte Nicols, so bleibt das Gesichtsfeld dunkel, wie man ihn auch orientiert. Preßt man nun den Würfel, so wird das Gesichtsfeld erhellt, und zwar maximal, wenn die Druckrichtung die Polarisationsebenen unter 45° schneidet. Dasselbe tritt ein, wenn man den Würfel einem Zug aussetzt. Der Charakter der Doppelbrechung ist aber in beiden Fällen verschieden.

Im ersten Falle (Fig. 113, Taf. IV) ist er negativ, d. h. der gepreßte Glasblock wird über einer Gipsplatte, die zwischen gekreuzten Nicols Rot I. Ordnung gibt und so orientiert ist, daß ihre Addi-

Erklärung zu Tafel IV

Fig. 112. Zwei rechtwinkelig gekreuzte und gespannte Schwanzsehnen der Maus über einer Gipsplatte Rot I. Ordnung bei gekreuzten Nikols. AA Analysator-, PP Polarisatorebene; SA Sehne in der Additions-, SS in der Subtraktionsrichtung.

Fig. 113. Gepreßter Glasblock in derselben Anordnung. Die Druckrichtung (durch die Pfeile, welche auch die Additionsrichtung der Gipsplatte angeben) kreuzt die Polarisationsebenen unter 45°, bzw. unter 135°.

Fig. 114. Gedehnter Glasblock in derselben Anordnung. Die Zugrichtung (durch die Pfeile, wie in Fig. 113 angedeutet) kreuzt die Polarisationsebenen unter 45°, bzw. 135°.

Fig. 115. Querschliff eines sehr regelmäßig gebauten Haversschen Kanalsystems aus einem Metacarpus des Menschen in derselben Anordnung wie die Sehnen in Fig. 112. Sog. „negatives Kreuz" (der blaue Kreuzbalken kreuzt die Additionsrichtung der Gipsplatte unter 90°). K Kittlinie; L Lakune; P Lamellen mit quergetroffenen Fibrillen; SA Lamellen mit längsgetroffenen Fibrillen, die parallel mit der Additionsrichtung verlaufen; SS analoge Lamellen in der Subtraktionsstellung. V. 280.

Fig. 116. Eine Skelettmuskelfaser vom pechschwarzen Schwimmkäfer (Hydrous piceus) in derselben Anordnung. I Isotrope Substanz; Q Querscheibe; Z Zwischenscheibe. V. 500.

Fig. 117. Markhaltige Nervenfasern, aus dem N. ischiadicus des Frosches isoliert, in derselben Anordnung. L Schmidt-Lantermansche Incisur; N Neurit; R Ranvierscher Schnürring. V. 500.

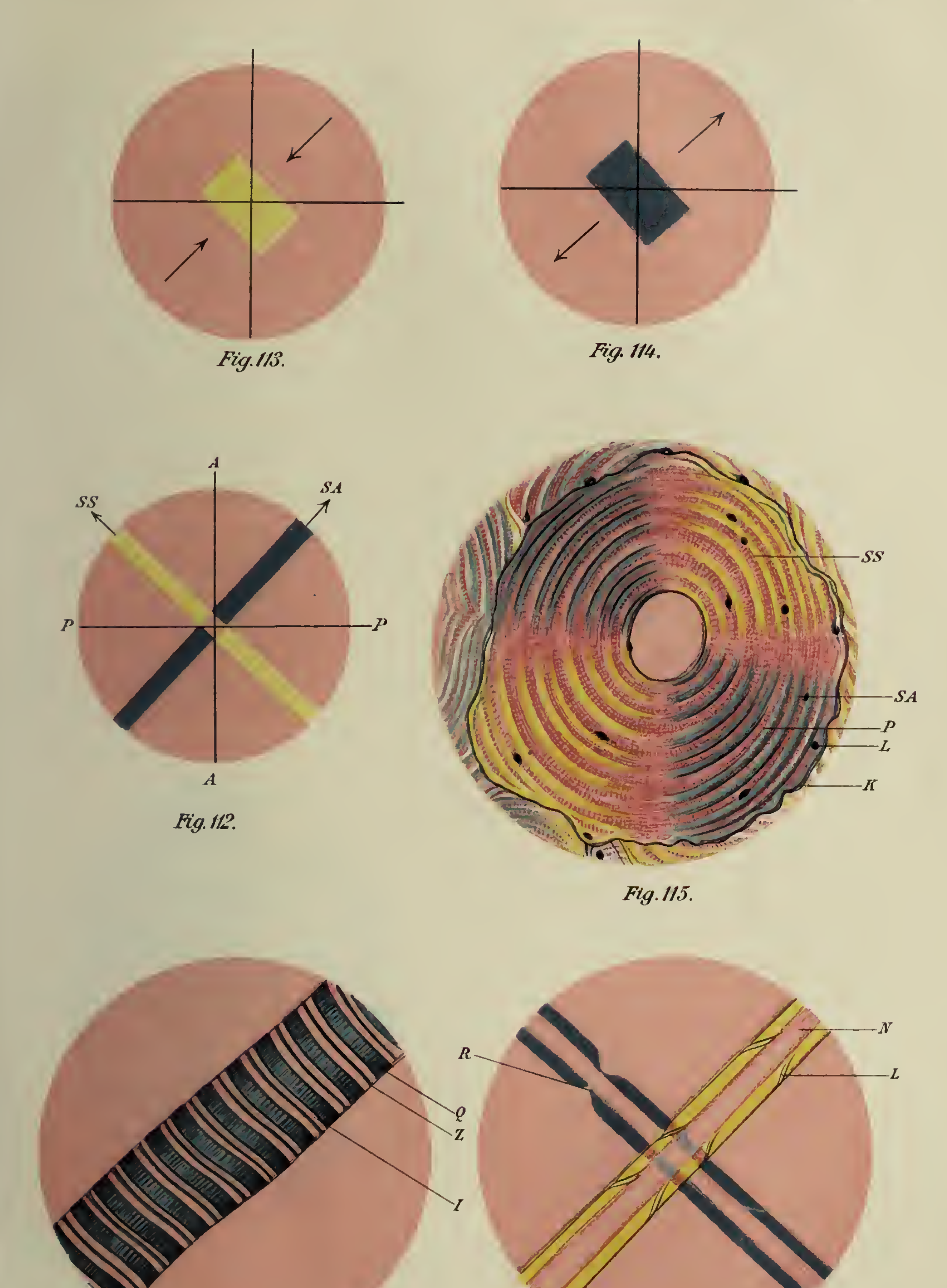


Fig. 113. Fig. 114. Fig. 112. Fig. 115. Fig. 116. Fig. 117.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.
H. F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

tionsrichtung von links hinten nach rechts vorne geht, gelb erscheinen, wenn die Druckrichtung mit der Additionsrichtung zusammenfällt. Im letzteren Falle (Fig. 114, Taf. IV), wenn die Zugachse mit der Additionsrichtung zusammenfällt, erscheint der Glasblock blau, d. h. er wirkt als Verdickung der Gipsplatte.

Nägeli hat nun dieses Dilatationsellipsoid als Elastizitätsellipsoid im optischen Sinne (Fresnel) bezeichnet, was aber nicht richtig ist, da diese beiden Ellipsoide gerade im umgekehrten Verhältnisse stehen.

Man kann sich aber an diese anschauliche Ableitung halten und in die doppeltbrechenden Körper sich das Ellipsoid eingezeichnet denken; dem verlängerten entspräche dann eine positive, dem abgeplatteten eine negative Doppelbrechung.

Es gibt allerdings auch Ausnahmen von dieser Regel, indem Mach in der glasigen Metaphosphorsäure, v. Ebner im Tragant und Kirschgummi Stoffe kennen gelehrt haben, welche durch Druck positiv, durch Zug negativ doppeltbrechend werden.

Für die Anschauung, daß die positiv einachsige Doppelbrechung der Sehne durch orientierten Zug in der Längsrichtung oder Druck in der Querrichtung entstanden gedacht werden kann, sprechen die Tatsachen, daß die Sehne beim Kochversuch, wobei sie sich verkürzt (die lange Ellipsenachse gleich wird dem Kugeldurchmesser), ihre Doppelbrechung verliert und daß diese wieder auftritt, wenn man die Sehne dehnt.

Auch elastisches Gewebe, z. B. Nackenband vom Rind, wird beim Dehnen in die Längsrichtung stärker doppeltbrechend.

Während die kollagene Substanz durch die große Mannigfaltigkeit in der Anordnung des einen, immer und einförmig wiederkehrenden Bauelementes, der Fibrille, eine Unzahl von Gewebeformen bildet, ist ein zweiter wichtiger Bestandteil der Binde- und Stützsubstanzen, die elastische Substanz, durch einen gewissen Formenreichtum ausgezeichnet, während die von ihr, auch nur vorherrschend zusammengesetzten Gewebe verhältnismäßig spärlich sind.



Fig. 118. Trockenschabeschnitt durch das Nackenband. Ochs. Saures Orceïn. *E* dicke elastische Fasern und Fasergruppen im Querschnitt; *B* Bindegewebe. V. 500.

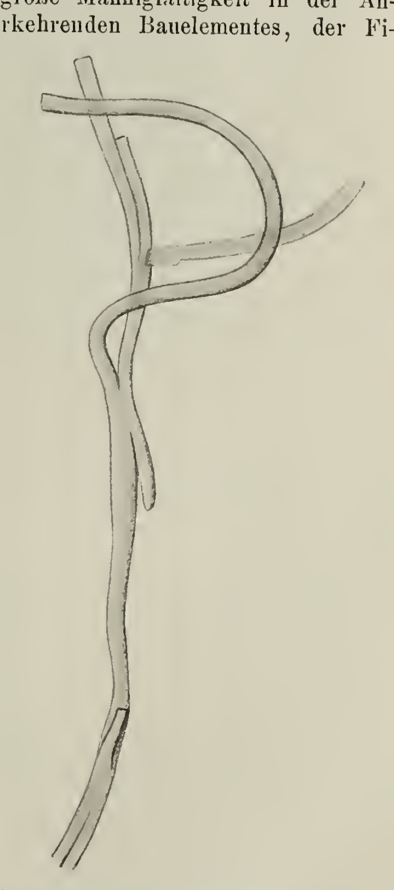


Fig. 119 Dicke elastische Faser aus dem Nackenband vom Rind durch Kochen in 5% Kalilauge isoliert. V. 500.

Die elastische Substanz findet sich nicht nur in Form von Fasern, sondern auch in der von Netzen, Platten, Häuten und Körnern.

Die elastischen Fasern sind im Gegensatz zu den kollagenen Fibrillen von sehr wechselndem Kaliber; bald nicht dicker als letztere, z. B. in der Intima der Aorta oder in manchen Bindegewebshäuten (vgl. Fig. 124, *4*), können sie Durchmesser bis zu 12 μ erreichen, z. B. im Nackenband des Rindes (Fig. 118.) Weiter sind sie verzweigt und bilden beim Abreißen häufig Ranken (Fig. 119) oder korkzieherartige Windungen infolge ihrer großen, der des Kautschuk ähnlichen, Dehnbarkeit und der Vollkommenheit ihrer Elastizität[1]).

Daher ist ihre Zugfestigkeit gering. Ihr Lichtbrechungsvermögen ist viel stärker als das der kollagenen Fibrillen, weshalb vorwiegend von ihnen zusammengesetzte Gewebe auch an dünneren Schnitten fast undurchsichtig, für das freie Auge von gelblicher Farbe sind. Im Ruhezustand sind sie nicht oder kaum merklich doppeltbrechend, werden es aber stark, wenn man sie dehnt. Im gedehnten Zustande getrocknet, bewahren sie diese Doppelbrechung. Am Querschnitt zeigen sie, wie Sehnen, keine Doppelbrechung; sie sind daher ebenfalls einachsig, und zwar positiv doppeltbrechend.



Fig 120. Dicke elastische Fasern aus der Haut des Fußrückens. Schnitt. Mensch. Kochsalz-Sublimat. Saures Orceïn. Bei *a* Zusammenfließen der Fasern zu einem mattenartigen Netz; *c* kollagene Bündel. V 500.

Bemerkenswert ist ihre große Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien, sowie auch gegen kochendes Wasser. Nur durch lang andauerndes Kochen unter erhöhtem Druck können sie gelöst werden; diese Lösung erstarrt aber nicht zu einer Leimgallerte. Kurz dauerndes Kochen in verdünnter (5 %iger) Lauge verändert sie nicht, wird daher zu ihrer reinen Darstellung verwendet. Kochen in stark konzentrierten Laugen, aber auch die Behandlung mit Königswasser und stark oxydierenden Mitteln (chlorsaures Kali in Verbindung mit Salpetersäure, Osmiumtetroxyd) bringt sie zur Lösung. Dabei wird an ihnen eine widerstandsfähigere Rindenschichte bemerkbar, während die frischen Fasern nichts von einer Struktur erkennen lassen.

Gegen Mazeration sind sie weniger widerstandsfähig als kollagenes Gewebe.

Pepsin-Salzsäure löst sie früher als kollagenes Gewebe; aber auch Trypsin in schwach alkalischer Lösung verdaut sie.

Chemisch zeigen sie das Verhalten von Eiweißkörpern, doch enthält das Elastin keinen Schwefel.

Physiologisch am wichtigsten ist ihre Elastizität im gewöhnlichen Sinne des Wortes: sie finden sich überall sehr reichlich, wo das Bindegewebe weich und verschieblich ist (Fig. 124, *4*) und bewirken offenbar das Zurückkehren der zugfesten Bindegewebsbündel in ihre Lage nach der Verschiebung.

1) Man hat versucht (Triepel), den Ausdruck „elastisches Gewebe“ durch „gelbes Bindegewebe“ zu ersetzen, weil die Elastizität dieses Gewebes im physikalischen Sinne sehr gering, der Elastizitätsmodulus sehr klein ist. Dagegen besitzt es eine große Grenzverlängerung, und es läuft bei ihm die elastische Nachwirkung sehr schnell ab; gerade diese Eigenschaften machen es zu einem funktionell so wichtigen Gewebe.

Durch reichliche Anastomosen mit immer enger werdenden Lücken können sie zunächst Netze (Fig. 120) und endlich Membranen bilden. Diese können entweder ganz homogen sein, z. B. an serösen Häuten unter dem Epithel, oder streifig-feinfaserig mit schlitzförmigen, auch rundlichen Löchern, wie z. B. in der Aorta (vgl. Fig. 366), endlich sog. gefensterte Membranen (Henle) darstellen. Diese scheinen in der Flächenansicht (Fig. 121) Gruppen von Löchern zu besitzen, die durch rechtwinklig sich kreuzende Trennungslinien an Fenster erinnern. Im Profil sieht man aber, daß es sich um verdünnte Stellen in der Membran handelt, die noch durch ein feinstes Häutchen verschlossen sind. Diese Membranen spielen besonders im Aufbau der Gefäßwände eine große Rolle; ihre Zahl kann z. B. in der Aorta auf 40—50 steigen.

Endlich kann elastische Substanz noch in der Form von Körnern vorkommen; so im Epineurium des N. vagus vom Hund (Ranvier), im Knorbel der Epiglottis vom Rind (Fig. 179), auch vom erwachsenen. Daher ist es unwahrscheinlich, daß es sich in dieser Körnerform nur um ein Vorstadium von Fasern handelt, wie man geglaubt hat (Ranvier). Wohl aber treten beim künstlichen Zerfall elastischer Fasern ebenfalls Körner auf.

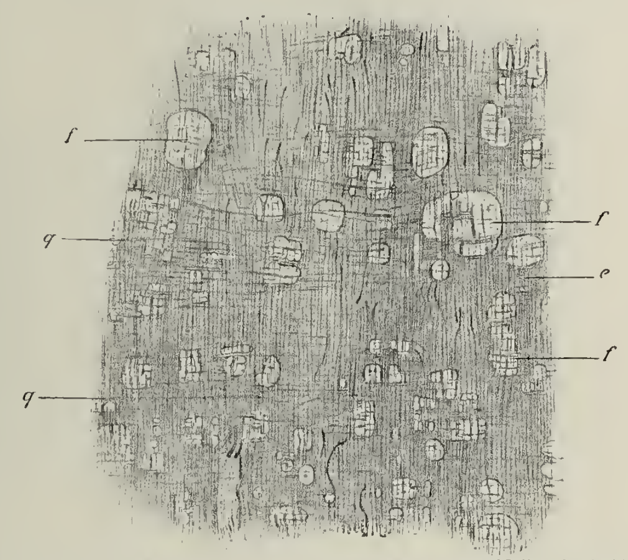


Fig. 121. Gefensterte Innenhaut einer Art. plantaris vom Kalb mit 1/3 Alkohol isoliert und saurem Orcein gefärbt. *e* elastische Haut durch längslaufende Fasern verstärkt; *f* Fenster von einem sehr feinen Häutchen verschlossen; *q* querlaufende, in die Haut einstrahlende Fasern. V. 325. (v. E.)

Das elastische Gewebe läßt sich färberisch sehr scharf vom kollagenen trennen mittels der sog. spezifischen Kollagen- und Elastinfärbungen. Zu ersteren gehört die Pikrofuchsinfärbung, welche kollagenes Gewebe lebhaft rot, elastisches gelb färbt. Weniger spezifisch ist die Bindegewebsfärbung nach Mallory, welche Bindegewebe tief blau färbt. Elastische Substanz wird durch Orzein, Resorzin-Fuchsin, Kresofuchsin in sauren Lösungen scharf hervorgehoben. Doch haben diese sog. spezifischen Färbungen nur den Wert gewisser empirischer Reaktionen der physiologischen Chemie, z. B. der Van Deenschen (Guajak) Blutprobe: färbt sich mit ihnen nichts, so ist kein kollagenes oder elastisches Gewebe vorhanden; aber nicht alles, was sich mit Pikrofuchsin rot färbt, ist Bindegewebe, und die Elastinfarbstoffe färben auch Schleim, Knorpel usw.

Neben kollagenen und elastischen wollte man noch eine dritte Art von Fasern, die Retikulinfasern (C. Ludwig), unterscheiden.

Sie bilden feine Netze, hauptsächlich als Grundlage der lymphoiden Organe (Fig. 139), finden sich aber auch an anderen Orten. Sie verhalten sich färberisch wie kollagene Fasern, werden wie diese im sauren Magensaft, nicht dagegen von Trypsin in neutraler oder schwach alkalischer Lösung verdaut. Vom kollagenen Gewebe unterscheiden sie sich dadurch, daß sie nicht in verdünnten Säuren und Alkalien quellen.

Sie lassen sich durch Silberimprägnation sehr vollkommen darstellen.

Wahrscheinlich handelt es sich aber nicht um spezifisch eigentümliche Fasern, sondern um dünnste Bündel kollagener Fibrillen, welche von zartesten Oberflächen-

schichten oder Häutchen nicht kollagener Natur umhüllt sind. Diese verhindern die Quellung bei Säureeinwirkung.

Die Zellen der Binde- und Stützsubstanzen sind sehr mannigfacher Natur und sollen eingehender bei den einzelnen Gewebeformen besprochen werden. Im allgemeinen unterscheidet man fixe Zellen, die je nach dem Gewebe, in dem sie vorkommen, als Inozyten (Fibroblasten), Sehnenzellen, Chordazellen, blasige Stützzellen, Knorpel-, Hornhaut- und Knochenzellen bezeichnet werden.

Den größten Zellreichtum weisen die lockeren Bindegewebsformen auf, wo man außer den Inozyten noch unterscheiden kann: Mastzellen, Clasmatozyten, amöboide Wanderzellen, Plasmazellen, eosinophile Zellen, Fett- und Pigmentzellen.

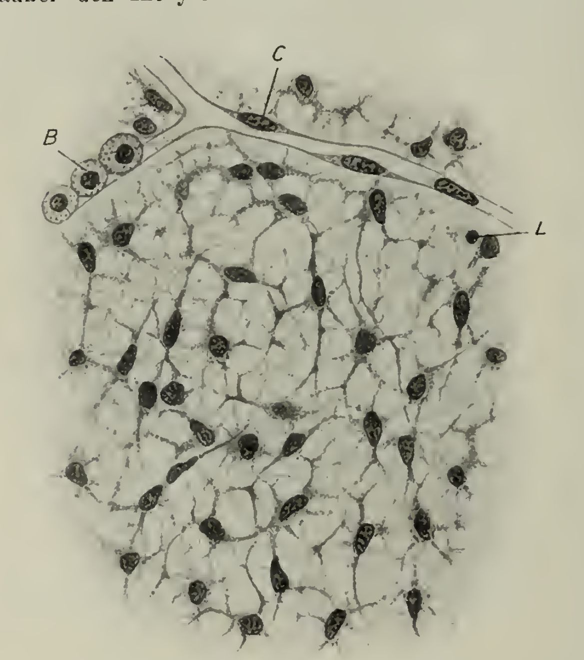


Fig. 122. Embryonales Gallertgewebe aus dem Schwanz einer Unkenlarve (Bombinator). Zwischen den verästelten Zellausläufern netzförmige Gerinnungen (Chromsäurebehandlung). *C* Kapillare; *B* rote Blutkörperchen; *L* ein Lymphozyt. V. 500.

Einteilung, Vorkommen und Bau des Bindegewebes.

Das Bindegewebe im engeren Sinne des Wortes, welches vom mittleren Keimblatte stammt, kann man in folgende Gruppen einteilen:

1. Das embryonale Gallertgewebe (Mesenchym).
2. Das reife Gallertgewebe des Nabelstranges und der Zahnpulpa (spaltenlos).
3. Das lockere oder interstitielle Bindegewebe (mit Spalten, verschieblich).
4. Das membranöse Bindegewebe der serösen Häute usw. mit seinen Unterformen des areolären Gewebes (im Netz) und des Balkengewebes der Arachnoidea.
5. Das geflechtartige Bindegewebe der Haut und vieler Schleimhäute.
6. Das fibröse Gewebe, a) mit parallelen Bündeln (Sehnen, Bänder), b) mit gekreuzten Bündeln (Faszien, Aponeurosen, Corium mancher Tiere), c) mit durchflochtenen Bündeln (Sklera, Periost, Dura mater, Menisci mancher Gelenke, Tarsus des Augenlides).
7. Das retikuläre Gewebe.

(8. Das elastische Gewebe.)

1. Das embryonale Gallertgewebe oder Mesenchym kommt im erwachsenen Organismus kaum vor. In frühembryonalen Stadien wachsen aus dem Primitivstreifen Zellen aus, welche das mittlere Keimblatt bilden. Dieses nimmt zum Teil ebenfalls epitheliales Gefüge an, zum Teil löst es sich in ästige, wandernde Zellen auf (vgl. Fig. 346), welche die Zwischenräume zwischen den epithelialen Keimblättern wie ein zusammenhängender Ausguß erfüllen. Die Zellen scheiden zwischen sich eine von den Zellen selbst verschiedene Substanz aus.

Dieses Gewebe ist die embryonale Ausgangsform vieler fertiger Bindegewebsformen

und besteht aus ästigen Zellen, welche noch wanderungsfähig sind und durch reichliche Anastomosen ein Netzwerk bilden, dessen Lücken durch eine reichliche, weiche, zähflüssige Zwischensubstanz ausgefüllt werden. Es stellt somit eine zusammenhängende, lückenlose Masse dar.

Außer im frühembryonalen Zustande findet sich dieses Gewebe noch im Schwanz von Fisch- und Amphibienlarven (Fig. 122), in der Haut junger Embryonen auch bei Säugetieren. Sobald in ihm faserige Differenzierungen auftreten, kann man eigentlich nicht mehr von Gallertgewebe sprechen, obwohl auch solche Gewebe durch reichliche, schleimhaltige Grundsubstanz eine gallertartige Beschaffenheit zeigen. Man unterscheidet sie besser als

2. Reifes Gallertgewebe. Es findet sich im reifen Nabelstrange, in der Zahnpulpa wachsender Zähne, im Gewebe um die Schädelknorpel von Rochen und Haien, bei Kephalopoden, in der Haut älterer Säugetierembryonen, besonders vom Schwein.

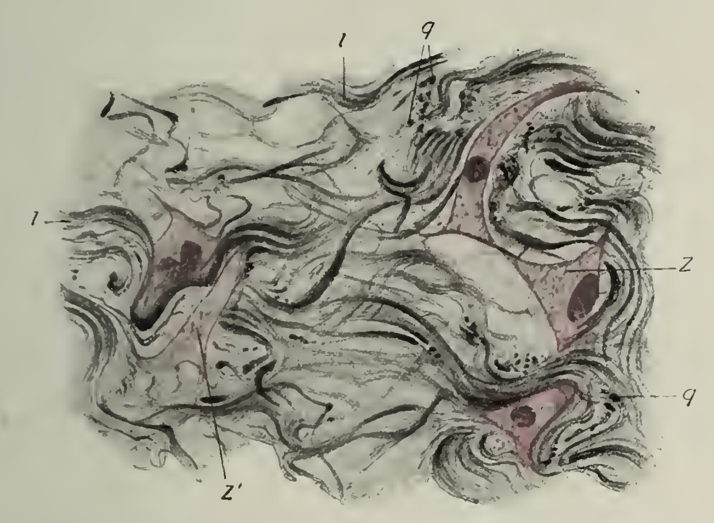


Fig. 123. Reifes Gallertgewebe des Nabelstranges. Mensch. Färbung nach Mallory. *l* Bindegewebsbündel; *q* im Querschnitt; *Z* Zelle mit benachbarten zusammenhängend; *Z'* eine kernlose Zelle. V. 50.0

Das Gewebe des Nabelstranges enthält im fertigen Zustande reichlich leimgebende Fasern, welche zu feinen Bündeln angeordnet sind. Man kann diese durch Zerzupfen der frischen Whartonschen Sulze auf längere Strecken an den Rändern isolieren und an dünnen Stellen zwischen ihnen die Zellen als blasse Wölkchen wahrnehmen. Besser sieht man an spezifisch gefärbten, dünnen Schnitten (Fig. 123), daß in Wirklichkeit die Bündel, allenthalben in Fibrillen sich auflösend, dicht aneinander schließen, verbunden durch den Rest der schleimhaltigen Grundsubstanz, so daß die spindelförmigen bis ästigen Zellen, die vielfach noch durch Ausläufer zusammenhängen (*Z*), wie eingemauert sind in diese spaltenlose Bündelmasse. In den oberflächlichen Teilen des reifen Nabelstranges kommt es allerdings zur Ansammlung reichlicherer Gallertmassen und dadurch zur Auseinanderdrängung der Bündel.

Ursprünglich treten die leimgebenden Fibrillen dicht an der Oberfläche der Zellen auf, so daß sie mit diesen isoliert werden können und der Anschein entsteht, als ob die Ausläufer der Zellen in Fibrillen zerfielen. Später rücken sie weiter in die formlose Grundsubstanz hinaus, die sie immer mehr verdrängen.

Die verbreitetste Form ist

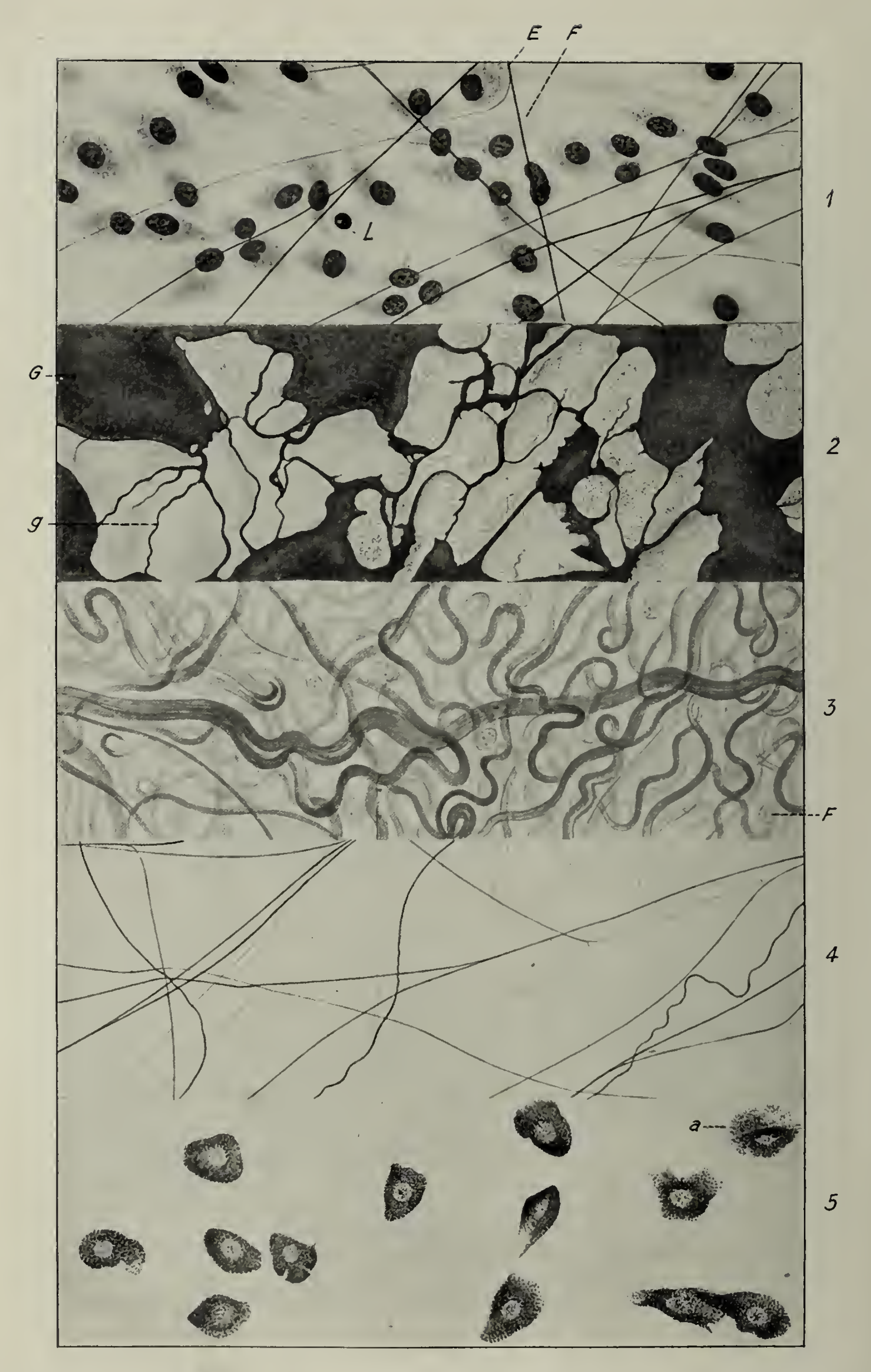


Fig. 124. Lockeres Unterhautgewebe der Ratte. *1—5* zeigt dasselbe Objekt bei verschiedenen Färbungen. *1* Die fixen Zellen *F* in ausgebreitetem Zustande. *L* ein Lymphozyt (Wanderzelle); *E* elastische Fasern. *2* Silberbild; die Territorien der fixen Zellen hell; *G* die Zwischensubstanz dunkel, imprägniert; bei *g* eine Gruppe von Zellen mit epithelartigen Grenzen; *3* die kollagenen Bündel; *4* die elastischen Fasern; *5* Die Mastzellen. Die gedankliche (gleichsam kinematographische) Vereinigung der 5 Bilder gibt erst eine Vorstellung von diesem Gewebe. V. 380.

3. Das lockere oder interstitielle Bindegewebe; von Henle wurde es auch als formloses bezeichnet, da es keine selbständigen Organe bildet. Es bedingt die Verschiebbarkeit der Teile im Organismus gegeneinander; der Haut gegen ihre Unterlage, der Speiseröhre an der vorderen Wand der Wirbelsäule und an der Luftröhre, der Blase an der Symphyse, der Chorioidea an der Sklera, der Nerven, Gefäße, Sehnen und Muskeln gegen ihre Umgebung. Es umhüllt die Drüsen und verbindet ihre Läppchen ebenso wie die einzelnen Muskel- und Nervenbündel.

Diese große Verbreitung sichert ihm auch eine ganz hervorragende physiologische und pathologische Bedeutung.

Keine Methode kann für sich allein ein vollständiges Bild dieses Gewebes geben. Man muß an demselben Objekt die verschiedensten Methoden anwenden, um die verschiedenartigen Bauelemente und ihre eigentümliche Anordnung in diesem Gewebe zu erkennen (Fig. 124).

Schneidet man ein Stückchen des lockeren Subkutangewebes, z. B. einer Ratte, aus, so erhält man ein weißliches, gallertiges Klümpchen. Dieses besitzt eine große Klebrigkeit und läßt sich daher auf dem Objektträger leicht durch vorsichtigen Zug mit zwei Nadeln in entgegengesetzten Richtungen zu einem dünnen, durchsichtigen Häutchen ausspannen. Im ungespannten Zustande zeigt es nur eine dicht wellige Anordnung von Faserbündeln, die nach allen Richtungen verwirrt durcheinander laufen.

Am gespannten Objekt sieht man Bindegewebsbündel von 3—9 μ Durchmesser, welche sich nach allen Richtungen überkreuzen, durch Bündelaustausch Anastomosen bilden und sich auch gegenseitig umschlingen. Besonders deutlich treten die scharf abgegrenzten Bündelchen z. B. nach Färbung mit Pikrofuchsin oder der Bindegewebsmethode von Mallory hervor (Fig. 124, *3*). Außerdem sieht man zahlreiche feinste elastische Fäserchen in allen Richtungen die kollagenen Bündel durchkreuzen (*4*) und da und dort Netze bilden; die Lücken werden von einer anscheinend amorphen Grundsubstanz erfüllt, in welcher die mannigfachen Zellen des Gewebes liegen.

Schon den älteren Anatomen war es bekannt, daß man durch Einstich mit einer Spritze Luft in dieses Gewebe eintreiben kann, wodurch dann viele, voneinander getrennte und stehenbleibende lufterfüllte Räume auftreten — was man gelegentlich auch an größeren, frisch herausgeschnittenen Gewebs- und Organstücken sehen kann —, so daß es ein grobschaumiges Aussehen annimmt. Diese lufthaltigen Räume wurden als Cellulae, das Gewebe als Textus cellulosus, auch als atmosphärisches Bindegewebe bezeichnet. Die Bezeichnung Zellgewebe ist heute noch in dem Worte Unterhautzellgewebe und in der pathologischen Anatomie gebräuchlich (z. B. Beckenzellgewebe), hat aber nichts mit den Zellen im modernen Sinne des Wortes zu tun. Eine solche Luftfüllung kann z. B. bei Verletzungen der Lunge im lockeren Bindegewebe der Thoraxwand in ausgedehnter Weise auftreten und diese in eine voluminöse, knisternde Masse (Hautemphysem bei Pneumothorax) umwandeln.

Schon diese Erfahrung zeigt, daß das Gewebe kein zusammenhängendes Ganze bildet, wie etwa das des Nabelstranges.

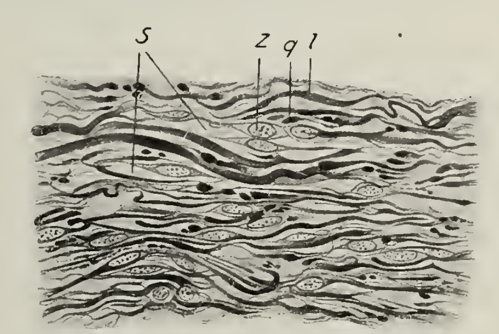


Fig. 125. Lockeres, lamelläres Bindegewebe im Querschnitt. (Kapsel der Thymus, Maulwurf.) *l* Bindegewebsbündel längs, *q* quer getroffen; *Z* Inozyten; *S* Spalten. V. 500.

Die kollagenen Bündelchen und elastischen Fasern werden vielmehr durch die formlose Zwischensubstanz zu zahllosen feinen Häutchen und Blättern verbunden[1]), die vielfach untereinander verschmelzen und sich wieder teilen, wobei die Bündel und Fasern von einer Lamelle in die andere ziehen können. Zwischen den Lamellen ist also ein Lückenwerk vorhanden, das unter normalen Verhältnissen minimal feine, auch an einfachen Durchschnitten sichtbare Spalträume (Fig. 125)

1) Daher bezeichnen die Franzosen das Gewebe als Tissu lammellaire.

darstellt, die Spuren von Flüssigkeit enthalten. Diese Lücken sind es, die mit Luft, aber auch mit Flüssigkeit gefüllt und dadurch ganz beträchtlich ausgedehnt werden können. Dies geschieht z. B. pathologischerweise beim Ödem (Hydrops anasarca); absichtlich injiziert man fixierende und färbende Flüssigkeiten, um die Häutchen zur Ausspannung zu bringen, sie mit einem Scherenschlage abzutragen und zu untersuchen oder zu therapeutischen Zwecken, bei der Subkutaninjektion.

Die Zellen dieses Gewebes sind, wie erwähnt, sehr mannigfacher Art. Zunächst stark abgeplattete, daher im frischen Zustande von der Fläche kaum wahrnehmbare Gebilde, die man als fixe Zellen des Bindegewebes, Inozyten (Fibroblasten) bezeichnet hat. Von ihrem Reichtum gibt das frische Objekt keine Vorstellung; doch hat man an ihm erkannt (Kühne), daß ihr Protoplasma Fortsätze aussenden und einziehen kann, elektrisch reizbar ist und daß in ihm Verschiebungen der Protoplasmakörnchen gegeneinander (Protoplasmaströmung) vorkommen. Daher zeigen die Zellen auch je nach der Behandlung ein verschiedenes Aussehen.



Fig. 126. Lockeres Unterhautgewebe der Ratte. Methode von Loewenthal. Die fixen Zellen alle retrahiert. V. 380.

Um sie in möglichst natürlichem Zustande zu erhalten, ist es am zweckmäßigsten, ein frisch ausgebreitetes Häutchen mit konzentriertem Hämatoxylingemisch von Delafield zu färben. Der Alaun verhindert die Retraktion der Zellen, während sie gleichzeitig gefärbt werden (Fig. 124, *1*).

Sie stellen große, flache Protoplasmaausbreitungen von wabigem oder feinnetzig-körnigem Bau dar, deren unregelmäßige Grenzen oft kaum festzustellen sind und sich verdämmernd in die netzartig durchbrochene Grundsubstanz verlieren.

Daher erscheinen die positiv gefärbten Zellen meist kleiner als ihre Negativbilder, welche man durch Versilberung erhält (Fig. 124, *2*). An solchen Silberbildern kann man auch sehen, daß die Zellen auf den freien Flächen der Spalträume zu einer Art Endothelbelag aneinander schließen (*g*).

Löwenthal hat eine Methode zur Darstellung dieser Zellen empfohlen, bei welcher sie zwar deutlich hervortreten, aber alle retrahiert, mehr spindelförmig, erscheinen (Fig. 126).

Manchmal legen sich die Zellen auch scheidenförmig um Bindegewebsbündelchen. Im Profil erscheinen sie als geschwänzte oder spindelförmige Elemente (Fig. 125, *Z*) mit stäbchenförmigem Kern. Dieser zeigt in der Flächenansicht eine ovale oder bohnenförmige Gestalt, glatten Umriß, ist schwach färbbar, mit deutlichen Kernkörperchen. Das Protoplasma enthält neben Plastokonten manchmal kleinste Fettröpfchen und in der Regel ein Diplosom. Auch ein Netzapparat dicht am Kern wurde beschrieben.

Schon am frischen Objekt sind körnige Zellen leichter sichtbar. Einmal große Mastzellen mit stark basophiler Körnung; sie liegen oft in Gruppen und platten sich dann gegenseitig ab.

Färbt man ein gespanntes und mit absolutem Alkohol fixiertes Häutchen mit der sauren Lösung von Toluidinblau nach Lundvall, so treten die Mastzellen allein gefärbt hervor (Fig. 124, 5). Sie können dann auch hellere Streifen (*a*) als Eindrücke anliegender Fasern zeigen. Manchmal liegen ihre Körnchen zerstreut auch in der Nähe des Körpers, was wohl auf Zerreißung des Zellkörpers bei der Präparation beruht.

Weiter finden sich eosinophil gekörnte Leukozyten. Außerdem sehr unregelmäßig gestaltete, oft lang ausgezogene oder mit lappigen Rändern versehene Zellen mit stärker färbbarem Kern und einer Körnung im Protoplasma, die sich vital mit Neutralrot färben läßt. Das sind die Klasmatozyten, die man als ruhende Wanderzellen gedeutet hat.

Weiter kleine, lymphozytenartige, amöboide Wanderzellen mit stark färbbarem Kern (Fig. 124, *1*), Plasmazellen und Fettzellen (siehe unter Fettgewebe). Endlich finden sich an manchen Stellen Pigmentzellen. Beim Menschen an wenigen Stellen der Haut, so in der Lidhaut, als spindelige oder plump-ästige Gebilde, welche Melaninkörnchen, oft ziemlich blasse, einschließen.



Fig. 127. Lamelle der Epichorioidea isoliert in verdünntem Glyzerin. *e* elastische Fasern; *p* Pigmentzellen. V. 325. (v. E.)

In ausgezeichneter Weise finden sie sich in der Aderhaut des Auges. Hier (Fig. 127) stellen sie platte, oft plump verzweigte oder mit ausgezackten Rändern versehene, große Zellen dar, die eine helle, kreisrunde Lücke, in welcher der Kern liegt, erkennen lassen. Außerdem zeigen sie oft geradlinige, helle Straßen, durch welche der Körper wie zerschnitten erscheint. Sie rühren von anliegenden elastischen Fäserchen her, welche in die Platten eingedrückt sind.

Eine reiche Entfaltung zeigen die Pigmentzellen bei den niederen Wirbeltieren, wo sie zu großen, reich verzweigten Formen, Melanozyten oder Melanophoren[1]) werden können; so in Begleitung der Blutgefäße beim Frosch, im Peritoneum parietale der Urodelen (Fig. 26) und Saurier, in der Haut der Fische usw.

Während bei den Säugetieren das Melanin die Hauptrolle spielt, enthalten diese ästigen Zellen bei den niederen Wirbeltieren andere Farbstoffe, wonach man Allophoren (mit gelben bis roten, in Alkohol usw. unlöslichen Farbkörnchen), Lipophoren (mit gelben bis roten Lipochromkörnchen, -tröpf-

1) Man hat sie auch als Chromatophoren bezeichnet, über welchen Ausdruck auf S. 84 Anm. verwiesen sei. Es scheint zweckmäßig zwischen Melanozyten, gewöhnlichen pigmentführenden Zellen, und Melanophoren zu unterscheiden. Diese sind durch ein eigentümliches, kontraktiles Protoplasma ausgezeichnet, welches auf verschiedene Reize (Licht, Wärme, nervöse) Bewegungen der Pigmentkörnchen (Strömung, Ballung) bewirkt und in den pigmentfreien Ausläufern eine radiär faserige Struktur zeigt.

chen oder -krystallen, die in Alkohol löslich sind) oder Guanophoren (mit feinkörnigen oder krystallinischen Guanineinschlüssen, die durch Interferenz Farben erzeugen, stark doppelbrechend, in Alkohol unlöslich, dagegen in Formalin, Säuren und Alkalien löslich sind) unterschieden hat (W. O. Schmidt 1917).

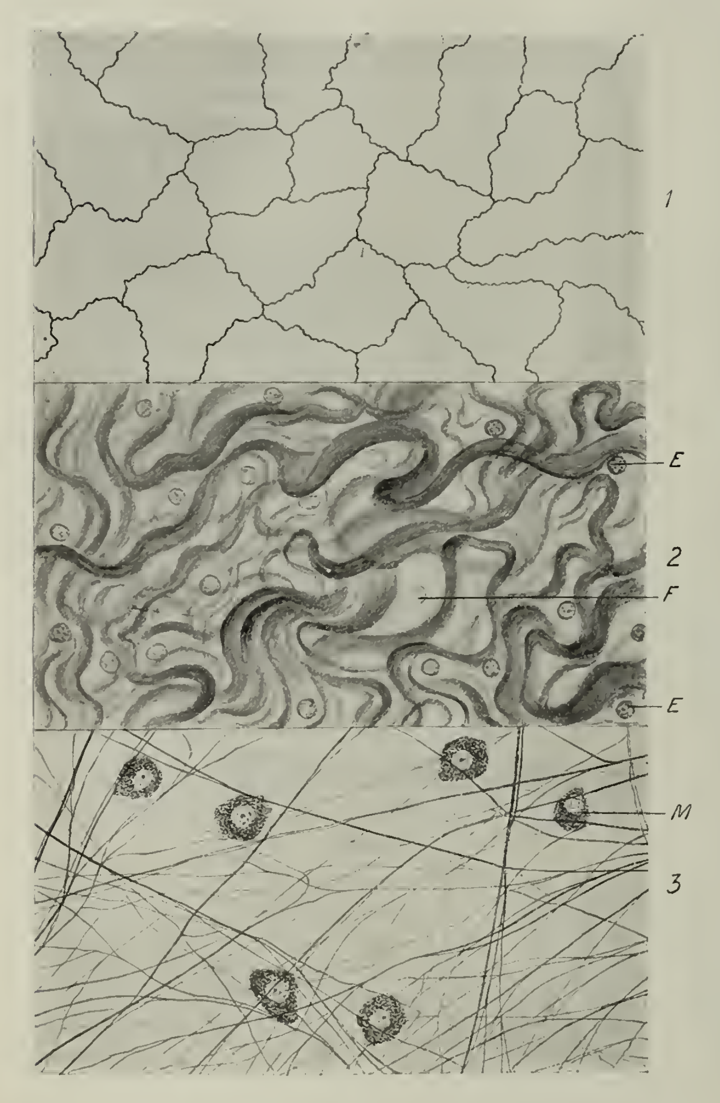


Fig. 128. Mesenterium der Ratte. Gespannt und ähnlich behandelt wie Fig. 124. *1* versilbertes Epithel der Oberfläche. — *2* die kollagenen Bündel. *E* Kerne der Epithelzellen; *F* Kern eines Inozyten. — *3* die elastischen Fasern und Mastzellen (*M*). V. 380.

4. Das membranöse Bindegewebe umfaßt die serösen Häute (Mesenterium, Bauchfell, Perikard, Pleura). Als Typus kann das Mesenterium dienen, das flächenhaft ansgespannt, leicht untersucht werden kann. Es wird an beiden Oberflächen von einem ganz flachen, großzelligen Epithel bedeckt (Fig. 128, *1*); darunter folgt eine dünnste elastische Grenzschicht in Form eines homogenen Häutchens, das am optischen Querschnitt (Falten) als glänzender Saum wahrnehmbar ist, aber auch durch Einstich und Aufblasen (Ranvier) stellenweise abgehoben werden kann. Innig damit verbunden, folgt ein Netz feiner elastischer Fasern (*3*) und dann flächenhaft ausgebreitetes lockeres Bindegewebe (*2*), das wieder aus wohl abgegrenzten, sich nach allen Richtungen überkreuzenden Bündeln besteht, zwischen denen, in die amorphe Grundsnbstanz eingeschlossen, die Zellformen des lockeren Bindegewebes liegen. Die oberflächlich gelegenen, elastischen Fasernetze stehen durch diese mittlere Bindegewebslage hindurch in anastomotischem Zusammenhang.

Als eine Abart dieses Gewebes ist das areoläre Bindegewebe des Netzes zu betrachten. Hier wird die solide Bindegewebsplatte von zahllosen großen und kleineren, von Gewebsflüssigkeit erfüllten Lücken durchsetzt, so daß in extremen Fällen ein flächenhaft ausgebreitetes Balkenwerk mit sich überschneidenden runden Bündeln

entsteht. Diese sind von sehr verschiedener Dicke, aber allseitig von Epithelplatten eingescheidet (Fig. 129), so daß auch die Lücken von ihnen ausgerandet sind. Die leimgebenden Bündelchen ziehen oft, sich gegenseitig überkreuzend, auf lange Strecken

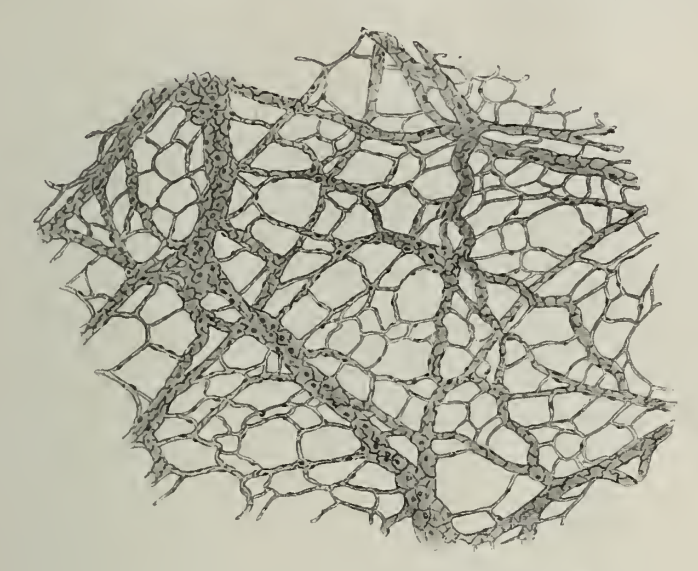


Fig. 129. Großes Netz, versilbert und mit Parakarmin gefärbt. Affe. (Mac. rhesus.) V. 70.

zwischen den Lücken hindurch; manchmal umkreisen sie diese auch bogenförmig, doch kehren sie niemals kreisförmig in sich zurück. Die dünnsten Balken bestehen nur aus einem zellenlosen Bindegewebsbündel mit dem Epithelüberzug. Die dickeren setzen sich aus mehreren solchen Bündeln zusammen, zwischen denen auch abgeflachte Zellen eingeschlossen sein können. Nur in den dicksten Balken, in denen meist auch Gefäße, manchmal von Fettzellen begleitet, verlaufen, finden sich auch feinere elastische Fasern und Mastzellen.

Einen eigenen Typus bildet das Gewebe der Arachnoidea, die allerdings ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten kann. Wo sie als einfache Platte auftritt, erinnert sie in ihrem Bau sehr an gewisse Entwicklungsstadien des Netzes, stellt also eine von rundlichen oder ovalen Löchern durchbrochene Platte dar. Besonders an der Schädelbasis jedoch besteht sie aus einem Balken- oder Gerüstwerk (Fig. 130), das nach allen Richtungen des Raumes entwickelt ist. Die Bälkchen sind von verschiedener Dicke, und einzelne werden von einem einzigen Bindegewebsbündel gebildet. Oft liegen den Bälkchen vereinzelte, stark

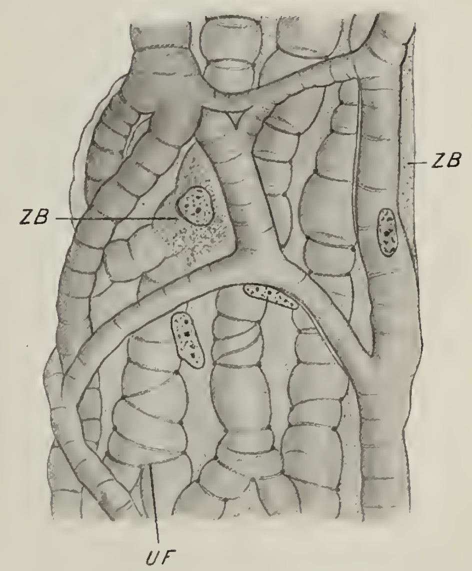


Fig. 130. Arachnoidea-Balken aus der Umgebung der Medulla mit Essigsäure behandelt. Nach A. Key und G. Retzius). *UF* umspinnende Fasern; *ZB* zelliger Belag der Balken im Profil und von der Fläche. Starke Vergr.

abgeplattete Zellen oberflächlich scheidenartig an, doch werden auch im Innern spärliche Zellen eingeschlossen gefunden. Außerdem werden aber die Bälkchen ringsum von einer zarten, elastischen Hülle umschlossen. Diese kann bei Behandlung des frischen Gewebes mit Essigsäure stellenweise durch die Quellung der eingeschlossenen Fibrillenmassen zerreißen und zu umschnürenden Manschetten oder Ringen zwischen den bauchig vorquellenden Stellen zusammengeschoben werden.


Fig. 131. Geflechtartiges Bindegewebe der Haut. Korium der Sohlenhaut am Querschnitt. Zenkers Fl. Delaf. H. E. V. 160.

So entstehen variköse oder perlschnurartige Gebilde, die man als umschnürte Bündel bezeichnet hat. Seltener sind die Ursache solcher umschnürter Bündel spiralig deren Oberfläche umziehende elastische Fasern (*UF*).

5. Das geflechtartige Bindegewebe der Lederhaut (Corium, Fig. 131), welches sich auch in manchen Schleimhäuten findet, besteht ebenfalls aus wohlgesonderten Bündeln von 5—10 μ Dicke, welche zu dickeren, sekundären Bündeln bis zu 100 μ Durchmesser zusammentreten, die wieder von elastischen Grenzhäutchen umschlossen erscheinen, also auch umschnürte Bündel liefern können.

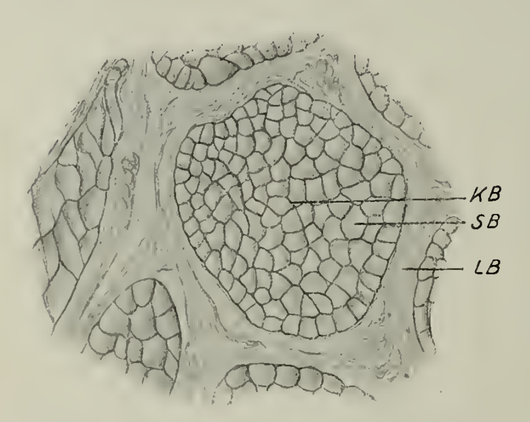


Fig. 132. Ein Kutisbündel (*KB*) aus der gegerbten Ochsenhaut; Zusammensetzung aus primären Bündeln (*SB*); zwischen den groben Bündeln lockeres Bindegewebe (*LB*), V. 500.

Diese zusammengesetzten Bündel durchflechten sich nun innig nach allen Richtungen des Raumes, indem sie in höhere und tiefere Lagen übergehen. In der Haut mancher Tiere läßt sich eine sehr regelmäßige Anordnung der Bündel in den drei Hauptrichtungen des Raumes nachweisen.

Die Anordnung und Zusammensetzung der groben Bündel aus vollkommen getrennten primären ist am besten an Durchschnitten von Leder, gegerbter Haut (Fig. 132) zu sehen, bei dem die nicht leimgebenden Teile durch Mazeration entfernt sind.

Zwischen diesen Bündeln, sie oft umspinnend, laufen starke elastische Fasern und Fasernetze, welche stellenweise den Charakter von schlitzartig durchbrochenen Membranen annehmen können (Fig. 120).

Platte Zellen liegen den kollagenen Bündeln an und sind spärlich in sie eingeschlossen; außerdem finden sich zwischen ihnen die anderen Zellformen des lockeren Bindegewebes.

Einen wesentlich anderen Typus zeigen

6. Die fibrösen Texturen, die man wohl auch als straffes Bindegewebe bezeichnet. Hier fehlen die wohlabgegrenzten, verhältnismäßig dünnen Fibrillenbündel.

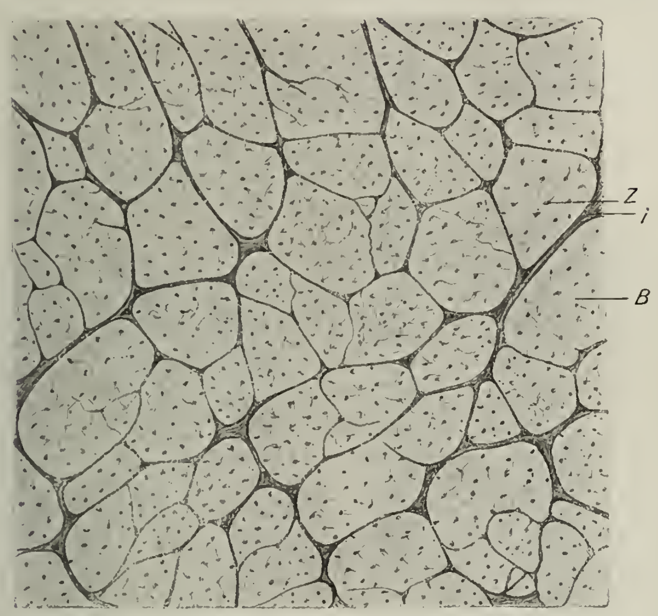


Fig. 133. Schabequerschnitt durch die getrocknete Achillessehne vom indischen Riesenstorch (Mycteria asiat.). *B* Primärbündel; *i* interfaszikuläres, lockeres, Bindegewebe; *Z* Virchows »Sehnenzellen«. V. 70.

An ihrer Stelle finden sich dichte Fibrillenmassen, die nur unvollkommen in Bündel zerlegt werden können.

Als Typus der a) parallelfaserigen, fibrösen Textur gilt die Sehne.

Große Sehnen werden an der Oberfläche von lockerem Bindegewebe (Peritenium) bedeckt, welches auch in das Innere zieht (Fig. 133) und in breiteren Zügen größere Bündelgruppen und innerhalb dieser kleinere vollkommen umgrenzt. Diese kleinsten getrennten Abteilungen oder Primitivbündel (*B*) bestehen ausschließlich aus längs- und parallelverlaufenden, dicht gedrängten Fibrillen, welche durch Längsspalten unvollständig getrennt werden. Allerdings ist die Zerspaltung in am Querschnitt ringsum geschlossene Felder an vergoldeten und stark gequollenen Sehnen (Fig. 134) viel vollkommener, als es an

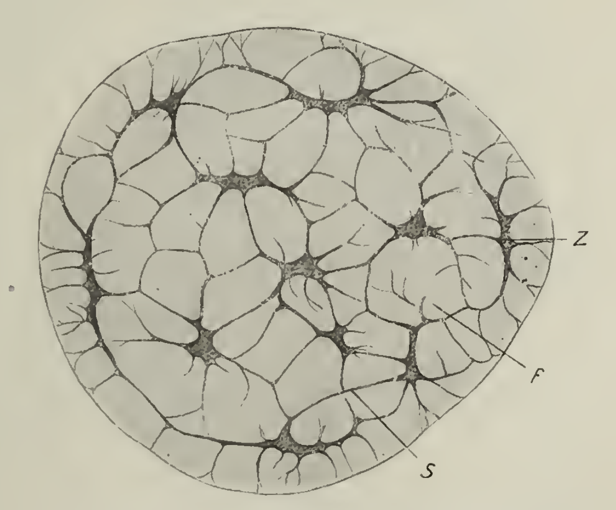


Fig. 134. Querschnitt durch eine dünne Mäuseschwanzsehne, die einem Primärbündel der Fig. 133 entspricht. Vergoldet, in Ameisensäure reduziert, stark gequollen. *Z* Sehnenzellen in den Spalten; *S* Scheidewände zwischen den Fibrillenmassen; *E* durch Scheidewände unvollständig zerteilte Fibrillenmassen. V. 380.

Trockenquerschnitten den Anschein hat. Die einzelne Spalte ist niemals in der ganzen Länge der Sehne zu verfolgen, doch anastomosieren die Spalten untereinander vielfach seitlich. Am Querschnitt stellen diese Spalten 3 bis 5zackige, sternförmige Figuren mit einspringenden Begrenzungsflächen dar, welche man ursprünglich für die Sehnenzellen gehalten hat (R. Virchow). Doch wurde bald ihr wahrer Charakter erkannt (Henle) und gezeigt, daß in diesen Spalten allerdings die Zellen der Sehne gelegen sind, die von den Spalten ausgehenden Seitenstrahlen aber nur zum geringsten Teil mit den Zellen etwas zu tun haben. Zuerst kannte man nur die Kerne dieser Zellen, welche bei Essigsäurebehandlung allein deutlich hervortreten. Die Zellkörper wurden erst durch eine zweckmäßige Färbung von Ranvier richtig erkannt.

Er bediente sich dabei der dünnen Mäuse- und Rattenschwanzsehnen, welche man aus einen abgeschnittenen Schwanz leicht herausziehen und auf dem Objektträger ausspannen kann. Die frische Sehne erscheint bei schwacher Vergrößerung als zart längsstreifige Masse von bräunlicher Färbung. Da diese Färbung nur auf dem Umstande beruht, daß die feine Struktur, die Fibrillen nicht aufgelöst werden, während bei genügend starker Vergrößerung die Sehne farblos erscheint, ist diese Färbung mit ein Beweis, daß die Fibrillen als solche in der Sehne vorhanden sind und nicht erst durch das Zerzupfen entstehen.

Färbt man nun eine solche dünne Sehne deren Enden man am Objektträger mit Klebwachs befestigt hat, stark mit einem Tropfen Pikrokarmin oder konzentriertem Hämatoxylingemisch von Delafield oder mit Goldchlorid, wäscht dann ab und bringt sie mit Essigsäure zur Quellung, so treten die eigentümlichen Sehnenzellen deutlich hervor[1]).

Fig. 135. Schwanzsehne der w. Ratte. Sehnenzellen durch Färbung mit Delafields Häm.-Gemisch und nachträgliche Essigsäurequellung deutlich gemacht. *F* Druckflügel über der Mitte, *f* am Rande der Zellen; *K* Kern; *E* elastische Fasern. V. 500.

Sie stellen in diesen Sehnen (Fig. 135) Reihen von teils viereckigen, teils unregelmäßig gestalteten Plättchen dar, deren Form ganz von den Spalten abhängig ist, in welche sie eingepreßt sind. Die Plättchen stoßen in der Längsrichtung so dicht aneinander, daß sie nur durch einen feinen Querspalt getrennt sind. Über die Plättchen ziehen eine oder zwei glänzende Linien, welche leicht für über die ganze Zellreihe ziehende Fasern gehalten werden können und wurden (von Boll für elastische Fasern). Sie sind aber nichts anderes als flügelförmige Fortsätze der Plättchen, von der Kante gesehen, also Druckeffekte der anliegenden Fibrillenmassen, die bald in der Mitte des Plättchens entspringen, bald näher dem Rande.

1) Man muß die gequollene Sehne mit dem Deckglas etwas flachdrücken.

Die Kerne zweier benachbarter Plättchen liegen häufig an den einander zugewendeten Enden, ein Zeichen, daß sie durch Teilung aus einem hervorgegangen sind. Diese Sehnenplättchen füllen den Raum, in dem sie liegen, vollkommen aus, weshalb eine Deutung der Spalten als Lymphspalten nicht zulässig ist. Die Spalten sind viel reicher verzweigt, als es den flügelförmigen Fortsätzen der eingeschlossenen Zellen entsprechen würde, was besonders vergoldete Querschnitte zeigen (Fig. 134). An versilberten Sehnen (Fig. 136) erhält man die Negativbilder der Sehnenplättchen weiß auf dunklem Grunde.

In den gröberen Sehnen des Menschen sind die Zellen nicht so regelmäßig und reichlich, oft lange Strecken recht zellarm.

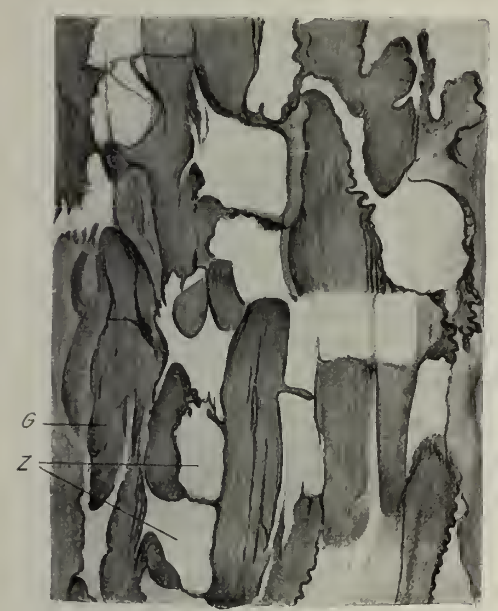


Fig. 136. Versilberte Schwanzsehne der w. Ratte. Negativbilder der Zellen (*Z*). Die fibrilläre Grundmasse (*G*) schwarz. V. 500.

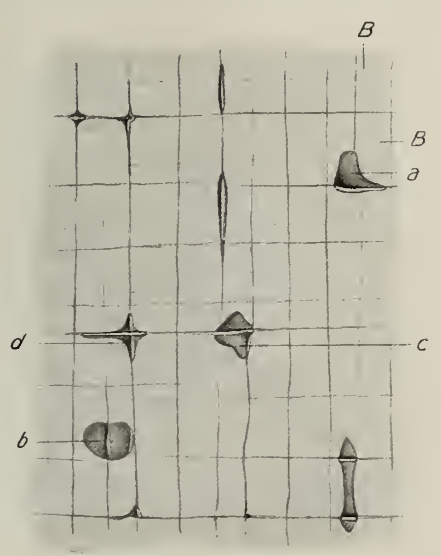


Fig. 137. Oberschenkelfaszie vom Frosch. Karmin, saures Glyzerin. *BB* Bindegewebsbündel, rechtwinkelig gekreuzt. *a* Zellplättchen mit einem seitlichen Druckflügel; *b* mit einem mittleren und seitlichen parallelen, *c* ebensolchen, aber rechtwinkelig gekreuzten, *d* mit zwei mittleren rechtwinkelig gekreuzten Druckflügeln. V. 500.

Elastische Fasern sind in der Sehne nur spärlich vorhanden und zart (Fig. 135).

Wo die Sehnen in Sehnenscheiden gleiten, besitzen sie an der Oberfläche einen epithelartigen Belag von platten Zellen, die nur eine abgeänderte Form der fixen Bindegewebszellen darstellen. Dieser Belag umhüllt die Sehne wie eine feste Zellhaut, glättet die Oberfläche und vermindert die Reibung.

In anderen Fällen, besonders an den Beugesehnen der Zehen bei Vögeln und kletternden Säugetieren können diese oberflächlichen Zellagen knorpelharte Differenzierungen in Form kleiner Höcker bilden, welche zusammen mit schneidenartigen Querleisten an der Innenfläche der Sehnenscheiden eine mechanische Sperrvorrichtung darstellen.

Ähnlich wie die Sehnen sind auch die Bänder gebaut.

b) Rechtwinkelige Überkreuzungen sehniger Bündel in aufeinander folgenden Lagen finden in den Aponeurosen und Faszien statt. Die Zellen zeigen dann oft zwei, ebenfalls senkrecht gekreuzte Flügel, die unter dem Mikroskop als eigentümliche Kreuze erscheinen. Die Tricepsfaszie des Froschoberschenkels ist das klassische Objekt (Ranvier) zur Darstellung dieser besonderen Zellformen (Fig. 137).

Ähnliche Druckleisten kommen auch an den Zellen der Hornhaut des Auges vor. Außer Kreuzung der kollagenen Fibrillenmassen in senkrechter Richtung kommen auch c) Durchflechtungen sehniger Stränge vor; so in der Sklera des Auges (Fig. 138) und im Periost.

Ein Vergleich der Sklera mit der Konjunktiva, den man am gleichen Schnitt anstellen kann, zeigt am besten den prinzipiellen Unterschied zwischen einer solchen fibrösen, geflechtartigen Struktur und dem gewöhnlichen, hautartigen Bindegewebe.

Im allgemeinen sind die fibrösen Texturen durch ihre Armut an elastischen Elementen ausgezeichnet. Eine Ausnahme machen nur das Periost und die Albuginea der Corpora cavernosa, welche reichlich elastische Fasern beigemengt enthalten.

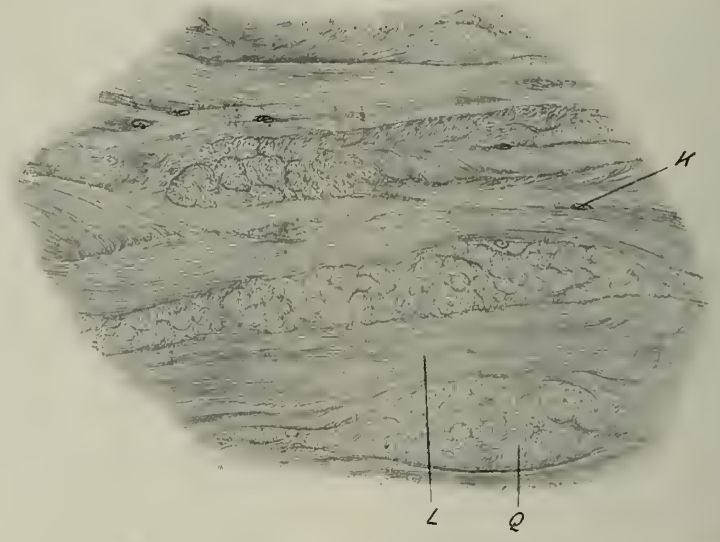


Fig. 138. Sklera vom Rind. Müllers Fl. Glyzerin. *L* längs-, *Q* quergetroffene Faserbündel; *K* Kern. V. 160.

Eine besondere Stellung nimmt

7. Das retikuläre Gewebe insofern ein, als es nirgends rein für sich, sondern nur als Grundlage des adenoiden Gewebes — Ansammlungen von Lymphoidzellen im Lückenwerk des retikulären Bindegewebes — vorkommt.

Es nimmt seinen Ausgang unmittelbar vom embryonalen Gallertgewebe, mit dem es eine ausgesprochene Verwandtschaft auch im fertigen Zustande bewahrt, indem es zum Teil auch da noch aus sternförmigen, anastomierenden Zellen besteht (Fig. 139), die sich teilweise an die Kapillaren, welche das Gewebe versorgen, ansetzen. Dieses Zellnetz dient nun aber dünnsten und dickeren, jedoch nur mikroskopisch sichtbaren Bindegewebsbündelchen gleichsam als Leitbahn, so daß jene, nach allen Richtungen des Raumes sich überkreuzend (ähnlich wie die groben Bindegewebsbalken in der Arachnoidea), ein Gerüstwerk zu bilden scheinen.

Wirkliche Netzbildungen, wie beim elastischen Gewebe, kommen aber nicht vor, sondern dünnere Bündelchen, die von zwei verschiedenen Zellen kommen, können sich in einer dritten dicht aneinander legen und so anscheinend ein einheitliches Bündel bilden, dessen Dicke aber der Summe beider Komponenten entspricht. Diese können dann wieder auseinanderlaufen, wobei sich der membranartige Zellkörper oft wie eine Schwimmhaut (*P*) in der Gabel ausspannt. Oft überkreuzen sich zwei oder mehrere Bündel, die eine Zelle durchziehen, deutlich, oder ein Bündel bildet eine Schlinge, die

mit ihrem Scheitel nur eintaucht in den Körper einer Zelle. Manchmal verlaufen die Bündel auf längere Strecken parallel, während die umscheidenden Zellen allein das Netzwerk bilden. Stets findet der Verlauf nur in den äußersten Randteilen der Zellen statt, aber so, daß die Bündel ganz von dem wahrscheinlich modifizierten (kutikularisierten) Zellprotoplasma eingeschlossen sind. Das ist offenbar auch der Grund für die auffallende Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien, sowie gegen Verdauungsflüssigkeiten, welche das Gewebe im Gegensatz zum kollagenen zeigt. Daß die Bündelchen aber in der Tat kollagener Natur sind, geht einmal daraus hervor, daß man sie stellenweise, besonders in den Rindensinus, in zweifellose Bindegewebsbündel der Kapsel übergehen sieht und weiter, daß sie sich färberisch wie solche verhalten, was allein allerdings kein absolut sicherer Beweis für ihre kollagene Natur wäre.

Sie färben sich mit Pikrofuchsin rot, mit der Methode von Mallory oder ähnlichen Gemischen blau, wie kollagene Fasern.

Die 30—40 μ messenden Lücken des Gewebes werden von den dicht gedrängten Lymphzellen ausgefüllt. Durch Schütteln oder Pinseln von uneingebetteten Schnitten in Wasser kann man das Retikulum auf kleine Strecken rein darstellen. Bessere Übersichtsbilder geben Silberimprägnationen nach Bielschowsky; auch durch Trypsinverdauung kann man das Retikulum rein darstellen. Über das Verhältnis zwischen Zellen und Faserbündeln geben aber nur ausgeschüttelte Schnitte, in denen diese beiden Komponenten spezifisch gefärbt sind, eine richtige Vorstellung.

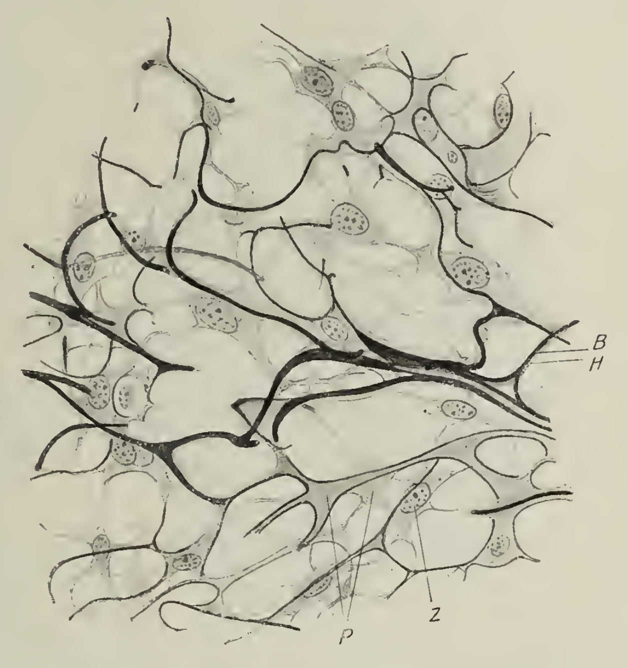


Fig. 139. Retikulum des Rinderlymphknotens. Freihandschnitt geschüttelt. Säurefuchsin-Mallorys Bindegewebsfärbung. *B* Bindegewebsbündel (blau); *H* einhüllender Protoplasmasaum; *P* häutchenartige Protoplasmaausbreitung; *Z* kernhaltige Retikulumzelle (rosa). V. 740.

Auf Grund unzulänglicher Methoden hat man früher faserige und zellige Retikula unterschieden und letztere hauptsächlich für Jugendstadien der ersteren gehalten. In Wirklichkeit handelt es sich aber nur um eine verschieden reiche Entwicklung der kollagenen Bündel in der zelligen Grundlage. Während z. B. in den Rinderlymphknoten stellenweise die Faserbündel im Retikulum überwiegen, besteht letzteres in der Milz und Thymus vorwiegend aus Zellen, welche in der Thymus von den ursprünglich epithelialen Elementen der embryonalen Anlage abgeleitet werden.

Eigentümliche Fasernetze, die trotz abweichender Anordnung ebenfalls hierher gehören, finden sich zwischen den Leberzellsträngen (Fig. 485), auch zwischen den Kanälchen der Niere und um die Drüsenblasen der Schilddrüse (Kolmer); man hat sie als Gitterfasern (Oppel) bezeichnet und besonders durch Silberimprägnation dargestellt. Ob es sich auch hier um dieselben Verhältnisse wie beim echten retikulären Gewebe handelt, ist noch nicht sicher festgestellt.

Das lockere und hautartige Bindegewebe, auch einzelne fibröse Texturen, wie das Periost, enthalten reichlich elastische Elemente beigemengt. Es gibt nun noch eine

Reihe von Bändern, in welchen das kollagene Gewebe ganz zurücktritt, die vorwiegend nur aus elastischen Fasern bestehen. Solche Gewebe hat man wohl auch als

8. **Elastische Gewebe** bezeichnet, obwohl sie stets noch, wenn auch spärlich, kollagene Fasern beigemengt enthalten.

Hierher gehört das Nackenband der hörnertragenden Tiere (Fig. 118), die gelben Bänder (Ligamenta flava), das Ligamentum stylo-hyoideum und suspensorium penis, sowie die Bänder, welche an der Dorsalfläche der Beugesehnen am Vogelfluß inserieren, bei der Beugung gespannt werden, bei der Streckung die Sehne vorziehen.

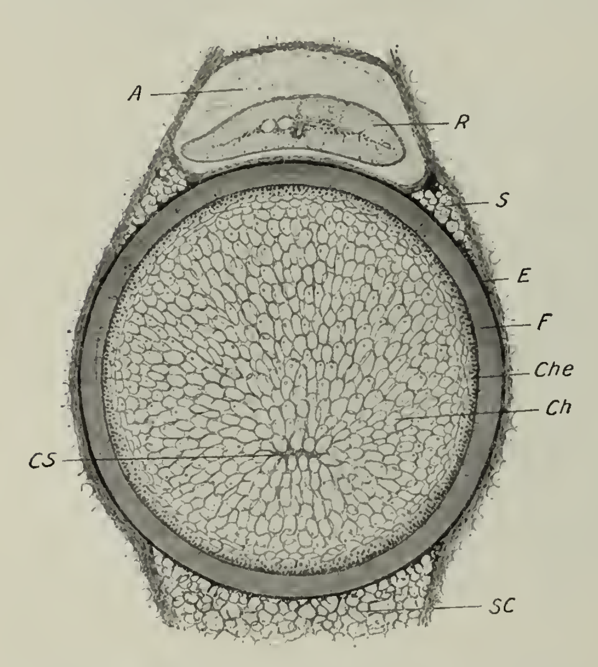


Fig. 140. Chorda dorsalis aus dem Schwanz eines Flußneunauges (Petromyzon fluv.) am Querschnitt. Müllers Flüss. *A* arachnoidales Füllgewebe; *Ch* Chordagallerte; *Che* Chordaepithel; *CS* Chordastrang; *E* Elastica ext. chordae; *F* Faserscheide, zeigt teilweise radiäre Falten der ringförmig verlaufenden Fibrillen; *R* Rückenmark; *S* epichordales Stützgewebe, teilweise knorpelig; *SC* hypochordales blasiges Stützgewebe. V. 86.

Für das freie Auge erscheinen diese elastischen Bänder gelblich, wachsartig, die fibrösen Texturen weiß, seidenartig glänzend, infolge der Doppelbrechung ihrer Fibrillenmassen.

Entwicklung des Bindegewebes.

Als erste Anlage sämtlicher Bindegewebsformen muß das em-

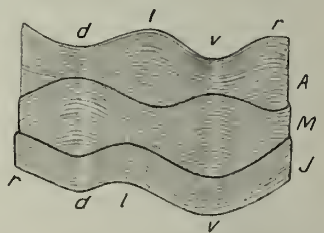


Fig. 141. Ein Stück der aufgeschnittenen, durch Mazeration in Wasser isolierten Faserscheide der Chorda dorsalis (vgl. Fig. 140, *F*) einer älteren Neunaugenlarve (Ammocoetes) von innen gesehen. Verschiedene Verlaufsrichtung der kollagenen Fasern in den aufeinanderfolgenden Schichten. *A* äußere, *M* mittlere, *J* innere Schicht; *v* ventrale, *d* dorsale Nahtlinie; *r* und *l* rechte und linke Seitennaht. V. 7½. (Nach v. Ebner.)

bryonale Gallertgewebe betrachtet werden. Während aber einzelne Formen, wie das Gewebe des Nabelstranges, das lockere (lamelläre) und das retikuläre Bindegewebe unmittelbar aus ihm hervorgehen, sondert sich die Anlage des fibrösen Gewebes schon frühzeitig ab in Form dichtzelliger oder symplasmatischer Anlagen.

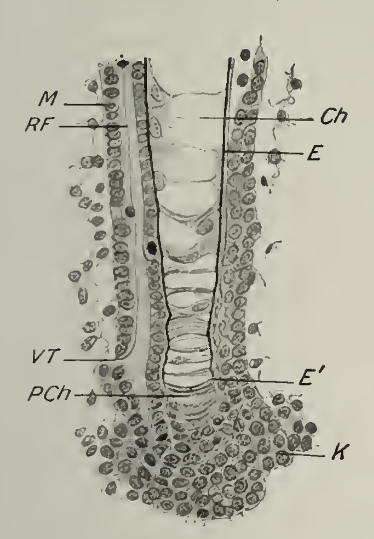
Besondere Schwierigkeit bietet die Frage nach der Entstehung der Interzellular- oder Grundsubstanzen und besonders der kollagenen Fibrillen. Wenn man auch heute nicht mehr, wie dies noch Henle tat, eine von den Zellen unabhängige, selbständige Interzellularsubstanz als Matrix der Bindegewebsfibrillen annimmt, sondern allgemein der Überzeugung ist, daß die Grundsubstanzen in letzter Linie Produkt der Zellen sind, bestehen über die Einzelheiten, wie diese Bildungen entstehen, doch noch auseinandergehende Meinungen, die nicht zuletzt auf die Wahl des Objektes zurückzuführen sind.

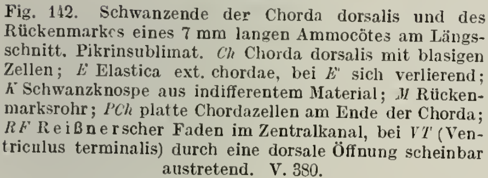
Hauptsächlich handelt es sich um die Frage, ob die Fibrillen intra- oder extra-

zellulär entstehen, d. h. nur in innigstem Kontakt mit den Bildungszellen oder auch entfernt von solchen.

v. Ebner hat die Entstehung der leimgebenden Fibrillen sowie elastischer Substanz an einem Objekt untersucht, an dem mit Sicherheit eine sekundäre Entstehung dieser Bildungen auch ohne Kontakt mit den Bildungszellen nachgewiesen werden kann. Es ist dies die Chordascheide der niederen Fische.

Die Chorda dorsalis oder Rückensaite besteht bei Zyklostomen (Fig. 140), beim Stör und bei allen anderen Fischen, bei denen sie zeitlebens als stützendes Achsengebilde erhalten bleibt, aus eigentümlichen, großen, blasigen Stützzellen, deren feste




Fig. 142. Schwanzende der Chorda dorsalis und des Rückenmarkes eines 7 mm langen Ammocötes am Längsschnitt. Pikrinsublimat. *Ch* Chorda dorsalis mit blasigen Zellen; *E* Elastica ext. chordae, bei *E'* sich verlierend; *K* Schwanzknospe aus indifferentem Material; *M* Rückenmarksrohr; *PCh* platte Chordazellen am Ende der Chorda; *RF* Reißnerscher Faden im Zentralkanal, bei *VT* (Ventriculus terminalis) durch eine dorsale Öffnung scheinbar austretend. V. 380.

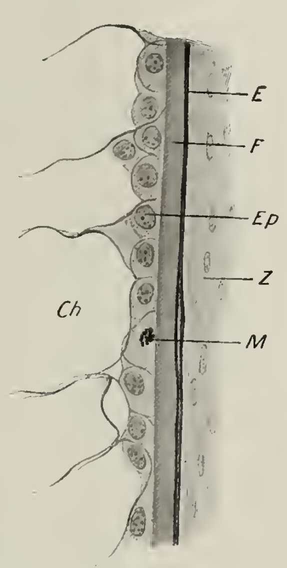


Fig. 143. Die Chordascheiden (am ventralen Umfang) aus einem analogen Längsschnitt durch den Schwanz eines 4,5 cm langen Ammocötes, 5,5 mm vom Chordaende entfernt. Hermanns Gemisch-Safranin. *Ch* blasige Zellen der Chordagallerte; *E* Elastica externa chordae, läßt schon 2 Blätter erkennen: *Ep* Chordaepithel; *F* Faserscheide; *M* Mitose im Chordaepithel; *Z* Bindegewebe zwischen Chorda und Aorta. V. 380.

Membranen durch Turgordruck gespannt sind und die durch eine dicke, fibrilläre, zellenlose Scheide zusammengehalten werden.

Die der Faserscheide unmittelbar anliegenden Zellen haben ihre Umwandlung in mechanisch funktionierende, druckelastische Zellblasen noch nicht erfahren, sondern sind auf dem indifferenten Zustande protoplasmatischer, epithelartig angeordneter Zellen verblieben. Man bezeichnet sie als Chordaepithel (Chordoblasten) (Fig. 140, *Che*). Ihm liegt die Faserscheide wie eine kutikulare Ausscheidung an; außen wird letztere von einer elastischen Haut begrenzt (elastica chordae externa), die einige Ähnlichkeit mit den elastischen Häuten der Arterien hat. Bei vielen Fischen, besonders Knochenfischen, findet sich auch an der Innenseite eine elastische Haut (elastica chordae interna) (Fig. 144, *Ei*). Auch beim ausgewachsenen Petromyzon finden sich wenigstens elastische Fasern an der Innenseite.

Untersucht man diese Faserscheide an Flächenpräparaten — Schnitte durch die erhärtete Scheide geben leicht Trugbilder in Form scheinbarer radiärer Porenkanäle oder Fasern —, so findet man sie bei Neunaugenlarven von 3—4 cm Länge und

bei älteren Tieren zusammengesetzt aus drei übereinander gelagerten Faserlagen (Fig. 141), einer inneren, mittleren und äußeren.

Jede einzelne Faserlage besteht für sich aus parallel verlaufenden und in bestimmten, welligen Biegungen angeordneten, leimgebenden Fibrillen. Die Wellenbiegungen sind eine in der dorsalen (*d*) und eine in der ventralen (*v*) Mittellinie der Chorda gelegen, erscheinen daher wie Nahtlinien. In der äußeren und inneren Schicht sind die Biegungen gleichsinnig, schwanzwärts gerichtet, in der mittleren Lage entgegengesetzt, kopfwärts.

Diese drei Faserschichten sind voneinander unabhängig, gehen nicht ineinander über; sie lassen sich bei Myxine sogar streckenweise voneinander abheben.

Verfolgt man nun die Entwicklung dieser kompliziert gebauten Fibrillenscheide, so findet man bei jungen Tieren die Chordazellen zunächst nur von einer dünnsten Elastica umgeben (Fig. 142, *E*); weiter sieht man, daß die Entwicklung von vorne nach hinten fortschreitet. Bei etwas älteren Tieren (Fig. 143) findet man kopfwärts nach innen von der Elastica eine dünne, leimgebende Faserscheide auftreten, die nur von den Chordaepithelien geliefert werden kann. Dieselben Zellen, welche also zuerst elastische Substanz produziert haben, erzeugen nun leimgebende Fäserchen, welche überhaupt die ersten im Körper auftretenden zu sein scheinen. Dieser Funktionswechsel der bindegewebigen Bildungszellen ist an vielen anderen Orten wieder zu finden.

Zu dieser ersteren, zirkulären Faserschicht, die sich, offenbar infolge des Längenwachstums, in die charakteristischen Krümmungen legt, kommt dann eine zweite, die zunächst wieder aus zirkulär verlaufenden Fasern besteht, dann aber ihre entgegengesetzte Krümmung erhält; endlich entsteht als innerste eine dritte Faserschicht, deren Krümmungen wieder mit der ersteren übereinstimmen.

Gegen die fortwachsende Schwanzspitze der Chorda verlieren sich anfänglich noch die Faserschichten in der umgekehrten Reihenfolge ihrer Entstehung.

Zur Zeit, wo schon alle drei Schichten zu sehen sind (bei 3—4 cm langen Ammocöten), ist das Tier noch lange nicht ausgewachsen; die Chorda wächst noch weiter in die Länge und Dicke. Die Dickenzunahme dieser übereinanderliegenden Schichten kann nur durch intussuszeptionelles Wachstum stattfinden. Die einmal angelegten leimgebenden Fibrillen müssen imstande sein, sich selbständig zu vermehren, sei es durch Entstehung neuer Fibrillen zwischen den alten, aus einer von den weitab gelegenen Zellen gelieferten Substanz, sei es durch Längsspaltung einmal angelegter Fibrillen, zu deren nötigem Dickenwachstum das Material auch wieder von den entfernten Zellen geliefert werden muß. Es kann somit nicht bezweifelt werden, daß leimgebende Fibrillen ohne unmittelbaren Kontakt mit Zellen entstehen können.

Nach Erfahrungen, welche man bei Untersuchungen über die Doppelbrechung und bei Experimenten mit kolloidalen Substanzen (Eiweiß, Schleim, Gummi, flüssigem Leim) gemacht hat, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Fibrillen sekundär aus einer von den Zellen ausgeschiedenen formlosen Substanz (Präkollagen) durch einen mechanischen Vorgang, eine Art von Prägung, entstehen.

Die Doppelbrechung ist durch ungleiche Spannung der Teile bedingt; sie kann sowohl durch Druck wie durch Zug an nicht doppelbrechenden Körpern hervorgerufen werden, wie schon Brewster (vgl. S. 106) gezeigt hat. Daß ein solcher orientierter Druck bei der Entstehung vieler bindegewebiger, besonder fibröser Texturen herrscht, geht am bestehen aus den Preßformen der Zellen in Sehnen, Faszien, der Hornhaut u. a. hervor. Die Druckleisten an diesen Zellen können nur dadurch erklärt werden, daß man eine Pressung der weichen Protoplasmakörper von seiten der entstehenden Fibrillenmassen annimmt, und zwar senkrecht zum Verlaufe der Fibrillen, womit auch die positiv einachsige Doppelbrechung dieser Fibrillen übereinstimmt.

Andererseits kann man in den genannten kolloidalen Massen durch Zug oder Druck leicht fibrilläre Strukturen erzeugen. Zieht man z. B. Schleim mit zwei Pinzetten in

einer Schale mit starkem Alkohol auseinander oder spritzt man Hühnereiweiß in einen Standzylinder mit Alkohol, wobei der Eiweißfaden durch seine eigene Schwere gedehnt wird und zugleich erhärtet, so erhält man in beiden Fällen fibrillär gestreifte Fäden; im ersten Falle kann man durch Zerzupfen sogar Fibrillen isolieren, im zweiten Falle wird die fibrilläre Achse von einer körnigen Rinde umschlossen.

Auch experimentell ist bei der Regeneration verletzter Sehnen die Abhängigkeit der Orientierung neu entstehender Fibrillen von Zug und Druck nachgewiesen worden (Levy).

Analoge zellenlose und einseitige, Kutikula-artige Ausscheidungen fibrillärer Massen aus Zellen, wie bei der Chordascheide, finden sich auch bei der Entwicklung der Haut niederer Wirbeltiere, gewisser Knorpelbildungen, des zellenlosen Knochens vieler Fische, der Hornhaut und des Zahnbeines.

In der Regal aber entwickelt sich die fibrilläre Grundsubstanz rings um die Zellen herum in innigster Berührung mit deren Oberfläche, aus der ja die Stoffe austreten müssen, welche zur Fibrillenbildung nötig sind. Je dichter die Bildungszellen liegen, desto schwieriger ist ihr Verhalten zu den entstehenden Fibrillen festzustellen. Vorwiegend an solchen Objekten hat man eine intrazelluläre Entstehung der Fibrillen nachweisen zu können geglaubt. Dabei spielen nach Meves die Plastokonten eine Rolle.

Entwicklung der Sehne. Die Anlagen von Sehnen stellen dicht aneinanderschließende Zellen dar, zwischen denen eine Grundsubstanz nicht zu unterscheiden ist. Das Protoplasma dieser Zellen enthält neben feinen Körnchen fadenartige Plastokonten. Diese rücken bei der Entwicklung an die Oberfläche der sich verlängernden Zellen und bilden hier eine Grenzschicht, während das Innere der Zelle nicht mehr viel von ihnen wahrnehmen läßt. In einem späteren Stadium sieht man unter Verschwinden der Plastokonten zwischen den Zellen die leimgebenden Fibrillen auftreten, ohne daß ein Zwischenstadium zwischen beiden Vorgängen zu beobachten wäre.

Das kann nun so gedeutet werden, daß die im Protoplasma entstandenen Plastokonten aus diesem austreten, in einem Zustand, in dem sie nicht nachweisbar sind, und erst dann die Fibrillen liefern, oder aber, man kann die ausgetretene Masse als formloses Präkollagen im Sinne v. Ebners deuten.

Jedenfalls entstehen auch nach dieser Darstellung die leimgebenden Fibrillen nicht direkt in den Zellen, und sie gehen nicht direkt aus den Protoplasmafäden hervor, wie dies mit Schwann viele Autoren geglaubt haben.

Einen kausalen Zusammenhang zwischen Druck oder Zug und dem Auftreten der Fibrillen glaubt Meves deshalb in Abrede stellen zu müssen, weil er die ersten Fibrillen niemals als gestreckte, sondern als wellig gebogene Fäden auftreten sieht. Man darf aber nicht vergessen, daß an fixierten Objekten Schrumpfungen und dadurch bedingte Biegungen der Fibrillen nicht auszuschließen sind. An Sehnenanlagen eines zweimonatigen menschlichen Embryos, der lebenswarm in Müllers Flüssigkeit erhärtet worden war, sehe ich an den wachsenden Sehnenenden in der Achse der zelligen Anlage die ersten Fibrillen vollkommen geradlinig. Sind in der Sehne die ersten Fibrillen entstanden, dann rücken die Zellen auseinander, und die fibrilläre Masse nimmt zu.

Wie schon erwähnt, zeigen andere Bindegewebsformen nicht diese dichtzellige Anlage; das lockere, lamelläre, wie geflechtartige Bindegewebe, das membranöse und retikuläre Bindegewebe gehen direkt aus dem embryonalen Gallertgewebe hervor, in dem von vornherein weite Interzellularräume vorhanden sind. Die Entstehung der leimgebenden Fibrillen erfolgt aber auch hier in analoger Weise wie bei der Sehne im dichtesten Anschluß an die Zellen, nur kann unter Umständen, wie z. B. beim retikulären Gewebe, die vollständige Ablösung der Fibrillenbündel von der produzierenden Zelloberfläche unterbleiben.

Die Entstehung der elastischen Substanz. Auch die elastische Substanz entsteht primär aus den Zellen selbst, wie die Bildung der Elastica externa chordae

bei Ammocötes zeigt. Diese elastische Haut wird aber bald durch leimgebende Faserschichten von ihren Bildungszellen, dem Chordaepithel, abgedrängt und wächst trotzdem, also selbständig, nach allen Richtungen des Raumes weiter; ja sie geht sogar noch Differenzierungen ein, indem sie beim Dickenwachstum sich in zwei Schichten sondert (Fig. 143). Die äußere zeigt faserige Differenzierungen, die innere wandelt sich in eine gefensterte Haut um. Bei Knochenfischen, z. B. beim Hecht, liegt in der Intervertebralregion (Fig. 144) die Elastica externa chordae zwischen der zellenlosen Faserscheide und dem ebenfalls vollkommen zellenlosen inneren Periostband des zellenlosen Knochens. Primär stellt sie eine strukturlose Haut dar; sie wächst ohne Kontakt mit Zellen und differenziert sich zu einer durchlöcherten Haut, teilweise auch zu einem elastischen Fasernetz.

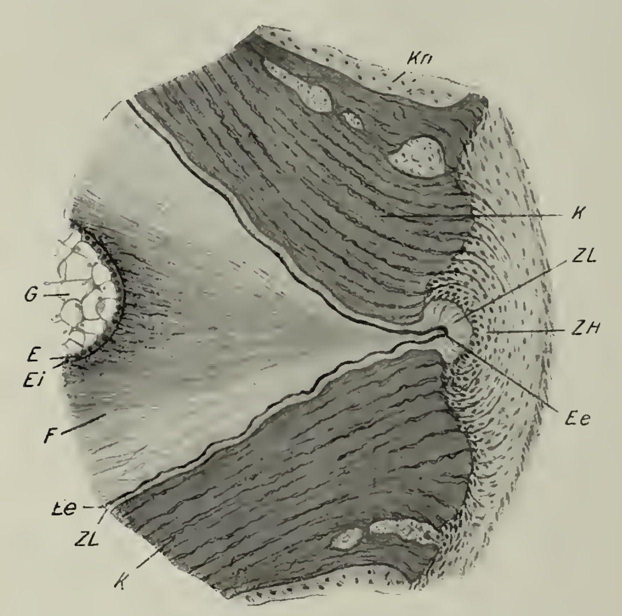


Fig. 144. Aus einem Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Hechtes (20 cm lang). Trichloressinsäure; Helds Hämat., regressiv. Die Ränder zweier Wirbel mit Chorda und Bandverbindung. *E* Chordaepithel; *Ee* Elastica ext., zwischen zellenlosen Lagen wachsend; *Ei* Elastica int., *F* zellenlose Faserscheide; *G* Chordagallerte; *K* zellenloser Wirbelknochen mit Sharpeyschen Fasern; *Kn* Knorpel; *ZH* zellenhaltiges äußeres Periostband; *Zl* zellenloses inneres Periostband. V. 110.

Im allgemeinen scheint die elastische Substanz innerhalb der Bildungszellen, aber ganz oberflächlich in Form feinster Körnchen (wie z. B. im Amnion), die frühzeitig die spezifischen Elastinfärbungen zeigen und wahrscheinlich aus Plastokonten hervorgehen, aufzutreten; sie verschmelzen sekundär zwischen den Zellen zu Fäserchen; nach anderen treten solche schon von Anfang an in den Zellen auf. Zug- und Druckwirkung spielen hier keine besondere Rolle; daher zeigt die elastische Substanz auch weder fibrilläre Struktur noch (merkliche) Doppelbrechung.

Die Spalträume im Bindegewebe entstehen sekundär in einem zunächst kontinuierlichen Gewebe. Eine Ausnahme macht nur die Cölomspalte bei Amphioxus und Selachiern. Allerdings tritt auch bei den Amnioten die Cölomspalte als erste und alle anderen ziemlich spät auf.

So stellen z. B. die Hirnhäute zunächst eine zusammenhängende Masse (Fig. 145) zwischen der Anlage der Schädelkapsel und der Gehirnoberfläche dar. Die Dura zeigt frühzeitig eine dichtzellige Anlage (Fig. 146) außen, eine lockere innen (Hochstetter); diese geht kontinuierlich in das Gallertgewebe der Arachnoidea und Pia über. Später tritt durch Auseinanderweichen der Elemente eine Spaltbildung zwischen Dura und Arachnoidea (bei *G*) einerseits, letzterer und der Pia (bei *Sp*) andererseits auf, welche zur Entstehung des Subdural- und Hyparachnoidalraumes führt.

Ähnlich geht die Entwicklung der Scalae, der Hohlräume um den häutigen Schneckenkanal, überhaupt der perilymphatischen Räume im Gehörorgan, vor sich.

Das epitheliale Kanalsystem des häutigen Labyrinthes ist anfänglich ringsum eingeschlossen in embryonales Gallertgewebe, das sich außen zur knorpeligen Anlage der knöchernen Labyrinthwand verdickt. Durch allmählich an Ausdehnung zunehmende

Dehiszenzen in dieser kontinuierlichen Umhüllungsmasse, welche an der Basis der Schnecke beginnen, entstehen, gegen die Schneckenspitze fortschreitend, zuerst die Scala tympani und dann die Scala vestibuli. An Achsenschnitten durch die Schnecke kann man daher bei Embryonen die Basalwindung schon von ihren perilymphatischen Räumen umgeben sehen, während die Spitzenwindung noch ringsum von zusammenhängendem Gallertgewebe umschlossen erscheint. In Fig. 147 ist das erste Auftreten des perilymphatischen Raumes um einen Bogengang dargestellt, wobei das Auseinanderweichen der Mesenchymzellen an der konkaven Seite beginnt.

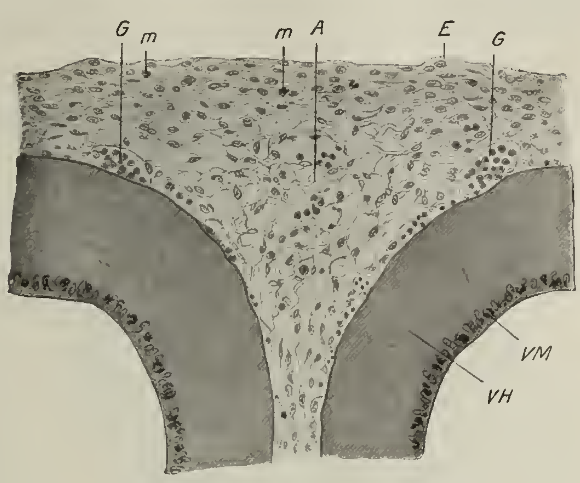


Fig. 145. Gemeinsame Anlage der Hirnhäute am Frontalschnitt durch das Vorderhirn eines 8 mm langen Mäuseembryos. Flemmings Gemisch, Safranin. *A* embryonales Gallertgewebe; *E* Epidermiszelle; *G* Blutgefäße mit primitiven Erythroblasten; *m* Mitosen in Mesenchymzellen; *VH* Wand der Vorderhirnbläschen mit ventrikularen Mitosen *VM*. V. 110.

Das Netz ist anfänglich eine solide Membran, die ganz den Bau des Mesenteriums zeigt. Verhältnismäßig spät treten Löcher auf, welche durch ihre Größenzunahme die Substanz der Membran auf die bekannten Netzbalken reduzieren (Fig. 148).

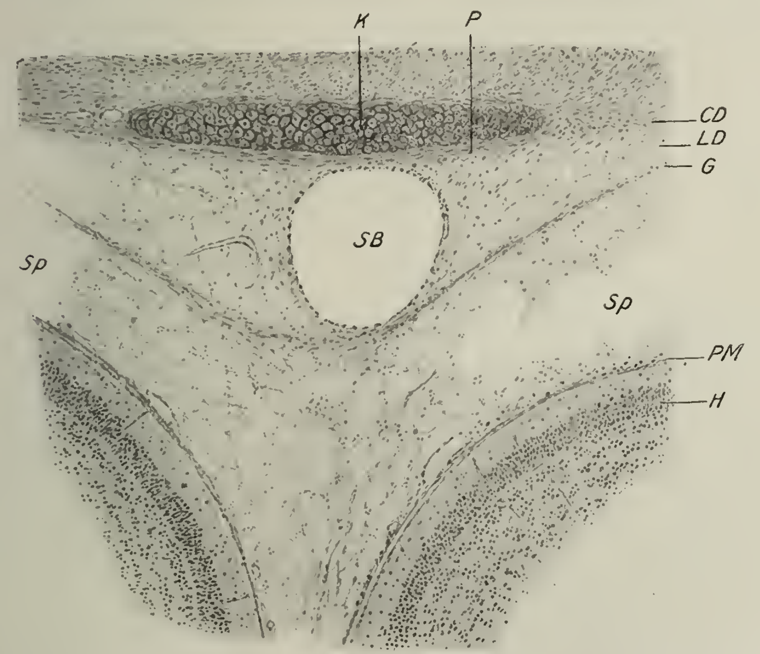


Fig. 146. Aus einem Frontalschnitt durch den Schädel eines 28 mm langen Maulwurfembryos. Alkohol-Sublimat Spaltbildung, welche zur Sonderung der Hirnhäute aus der gemeinsamen Anlage führt. *CD* kompakte Anlage der Dura mater; *G* Grenze zwischen Dura und Arachnoidea (der Spalt zwischen beiden ist unsichtbar); *H* Hirnrinde; *K* Knorpelkranium; *LD* lockere Anlage der Dura; *P* Perichondrium bzw. Endost; *PM* Pia mater; *SB* Sichelblutleiter; *Sp* entstehender Hyparachnoidalraum. V. 80.

Die Stützsubstanzen.

Während die bisher besprochenen Gewebeformen hauptsächlich der Verbindung und Umhüllung der höheren animalen Gewebe und der Organe dienen und überwiegend auf Zug beansprucht werden, ist die mechanische Funktion der nun folgenden hauptsächlich eine stützende, auf Druck beanspruchte.

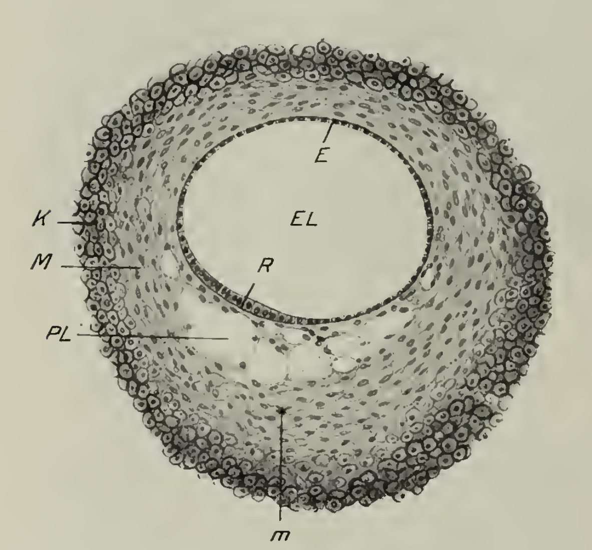


Fig. 147. Entstehung des perilymphatischen Raumes *PL* um einen Bogengang. Kaninchenembryo 6 cm lang. Pikrinsublimat. *E* Epithel des Bogengangs; *EL* endolymphatischer Raum; *K* knorpelige Bogenwand; *M* gallertartiges Bindegewebe; *m* eine Mitose in einer Mesenchymzelle; *R* kubisches Epitel der Raphe. V. 110.

Auch unter den fibrösen Texturen finden sich einzelne druckfeste, stützende Formen, wie z. B. der Tarsus des Augenlides, die Sklera, Dura, manche Gelenkmenisken und Zwischenwirbelbänder.

In allen diesen Fällen können aber die zelligen Elemente gelegentlich Umwandlungen in druckelastische Zellblasen erfahren (Einlagerung blasiger Stützzellen), oder es können diese bei einem Tiere rein fibrösen Texturen bei anderen durch echte Stützgewebe substituiert erscheinen (knorpelige Menisken, Sklera).

Eine der einfachsten Formen dieser druckelastischen Stützgewebe stellt

das Fettgewebe

dar. Es findet sich in der Haut als Panniculus adiposus, besonders stark, wo jene einem stärkeren Druck ausgesetzt ist, z. B. beim Menschen in der Fußsohle und Glutäalgegend; weiter als Füll- oder Polstergewebe an don Beugeseiten von Gelenken, die einer sehr starken Beugung fähig sind (Achselhöhle, Schenkel-, Ellbogen- und Kniegelenksbeuge), in der Augenhöhle, zwischen Gesichtsmuskeln (Bichatscher Wangenpfropf der Säuglinge), um die Niere, im Netz und Gekröse (Appendices epiploicae), an Stelle der involvierten Thymus als retrosternaler Fettkörper, im gelben Knochenmark, wo es zur Stütze der Gefäße und Nerven dient usw. Entsprechend seiner oben erwähnten funktionellen Bedeutung kann das Fettgewebe auch abgegrenzte Skelettstücke zusammensetzen, wie z. B. die Epiglottis, das Corpus fibrosum des Penis und die Lyssa der Zunge bei manchen Tieren.

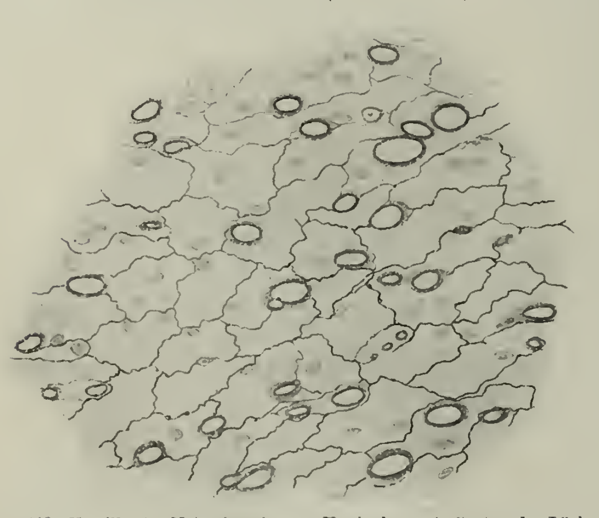


Fig. 148. Versilbertes Netz eines jungen Kaninchens. Auftreten der Löcher in der soliden Platte. V. 160.

Es steht topographisch mit dem lockeren Bindegewebe in Beziehung und hat neben seiner mechanischen Funktion auch die eines Speichergewebes.

Erstere zu leisten, ist es dadurch befähigt, daß es aus dicht aneinandergedrängten, 45—120 μ großen Zellblasen mit flüssigem Inhalt und einer festen Oberflächenmembran besteht.

Am frischen Fettläppchen (Fig. 149) sieht man nichts als stark lichtbrechende Kugeln, meist durch gegenseitigen Druck abgeflacht, deren Glanz im Vergleich mit frei gewordenen Fetttropfen gedämpft erscheint durch die Membran. Diese ist aber im frischen Zustande nicht sichtbar, nur ausnahmsweise der Kern. Dagegen tritt sie deutlich an Schnitten (Fig. 150, *1*) hervor, an denen der Inhalt der Fettzellen durch Lösung entfernt wurde.

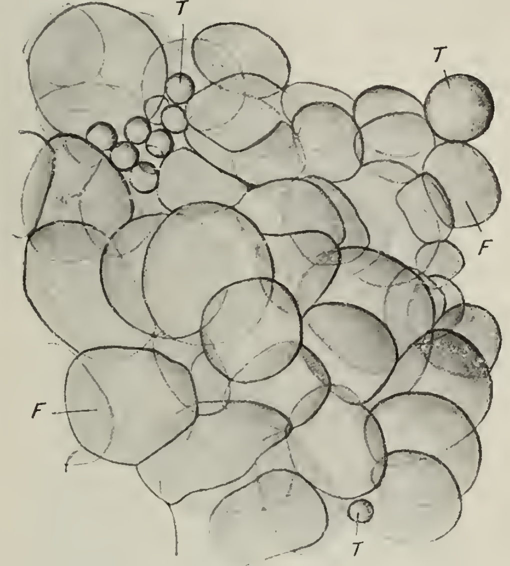


Fig. 149. Ein frisches Fettläppchen vom Menschen. *F* Fettzellen; *T* ausgetretene Fettropfen (stärker lichtbrechend). V. 160.

Die Membran ist als Oberflächendifferenzierung des Protoplasmas aufzufassen, das in dünnster Schichte noch die Innenfläche der Membran überzieht und nur an einer Stelle, wo der Kern liegt, etwas reichlicher vorhanden ist. Dieser erscheint in der fertigen Fettzelle ganz peripher, der Membran dicht angelagert und zeigt vielfach eine tiefe, vakuolenartige Einziehung, die von einem (Fig. 150, *2*, *a*) oder zwei (*b*) schwer löslichen Fettropfen erfüllt ist. Von der Fläche gesehen, erscheint er daher oft wie durchlocht (sog. Lochkern), da der Boden der Kernvakuole wegen der starken Lichtbrechung ihres Inhaltes nicht sichtbar ist (*2*, *c*). Reine Profilansichten lassen aber das wirkliche Verhalten erkennen (H. Rabl).

Den Inhalt der Fettzellen bildet ein großer Fettropfen, der vorwiegend aus Verbindungen der Olein-, Margarin-, Palmitin- und Stearinsäure-Reihe besteht. Im wesentlichen handelt es sich um Glyzerinester dieser Fettsäuren; daneben sind im Fett aber auch freie Fettsäuren und Kalziumsalze dieser enthalten. Vom Mischungsverhältnisse dieser Bestandteile hängt das raschere oder weniger rasche Erstarren des Fettes bei Abkühlung ab. Je mehr Olein es enthält, desto leichter bleibt es flüssig. Das Fett des Rindes und Schafes erstarrt früher, als das des Schweines. Das Fett des Murmeltieres bleibt auch bei gewöhnlicher Temperatur flüssig, wie Lebertran.

Der Inhalt der Fettzellen ist löslich in absolutem Alkohol, Äther, Chloroform, Xylol usw., schwärzt sich in Osmiumtetroxyd und läßt sich elektiv mit gewissen, sog. Fettfarbstoffen (Sudan III, Scharlach R [Fettponceau], Alkannin) färben. Mit Osmiumsäure färbt sich unmittelbar nur oleinreiches Fett, nicht aber Palmitin- oder Stearinfett; doch schwärzen sich diese, wenn man sie nach der Osmierung mit verdünntem Alkohol behandelt. Das osmierte Fett löst sich in besonntem Terpentinöl, Kreosot, Bergamotteöl und Äther, nicht aber oder nur schwer in Nelkenöl, Xylol, Zedernöl und Benzol.

Das Fett enthält auch einen gelösten, gelblichen bis rötlichen Farbstoff (Lipochrom), der nach Art und Ort verschieden ist und beim Schwinden des Fettes dem Gewebe ein rötliches Aussehen verleiht.

Im erkalteten Zustande (Leichenfett) ist beim Menschen der Inhalt geronnen und scheidet oft nadelförmige, zu Drusen vereinigte Kristalle (sog. Oleo-Margarinkristalle) aus (Fig. 150, *2*, *d*).

Das typische Fettgewebe zeigt einen läppchenförmigen Aufbau, ähnlich wie eine Speicheldrüse, und eine reichliche Versorgung mit Blutgefäßen, so daß jede einzelne Zelle von mehreren Kapillarschlingen umzogen wird. Die zutretende Arterie teilt sich rasch dichotomisch auf, und die Läppchen hängen an diesen Ästchen, ähnlich wie Drüsenläppchen an ihren Ausführungsgängen.

Deutliche Bindegewebsbündel zwischen den einzelnen Zellen sind nicht mehr nachzuweisen, doch besitzt jedes einzelne Läppchen eine membranförmige Umhüllung aus

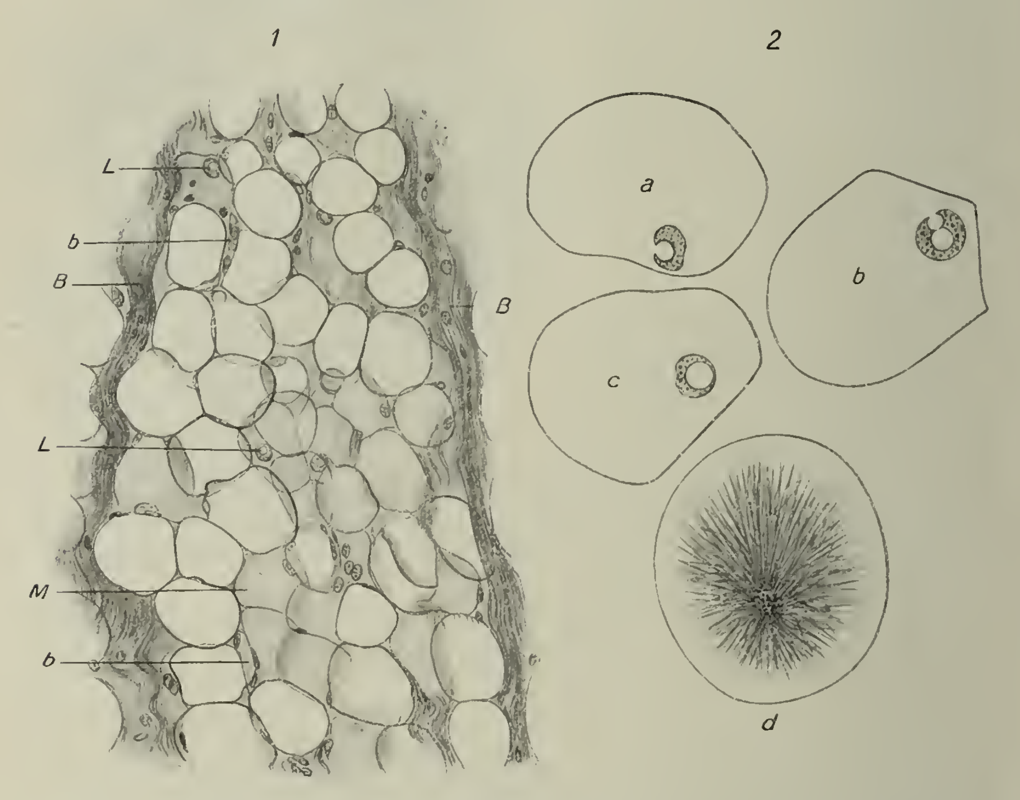


Fig. 150. Fettgewebe. *1* ein Läppchen aus der Kopfhaut des Menschen zwischen zwei begrenzenden Bindegewebszügen *B*. Zenkers Fl. Delaf. H. E. Das Fett ist gelöst. Die Membranen *M* der Fettzellen teils von der Fläche, teils im Profil gut sichtbar; *L* Kerne der Fettzellen (sog. Lochkerne); *b* Blutgefäße. V. 160. *2 a*, *b* Fettzellen mit Kernen im Profil; *c* Kern von der Fläche. Schnitt durch entfettete Kopfhaut; *d* eine Fettzelle aus der Sohlenhaut. Müllers Fl. sog. Oleo-Margarinkristalle. V. 500.

fibrillärem Bindegewebe (Fig. 150, *1*, *B*), aus der da und dort scheidewandartige Bildungen in das Innere des Läppchens einstrahlen.

Das typische Fettgewebe besitzt eine eigene embryonale Anlage (C. Toldt, Kölliker) und entwickelt sich aus großen, protoplasmareichen, membranlosen Zellen mit kugeligem Kern, der ein deutliches Kernkörperchen besitzt, in der Mitte (Fig. 151, *A*). Diese Fettbildungszellen (Steatoblasten) sehen somit fortsatzlosen Ganglienzellen nicht unähnlich. Innerhalb des Protoplasmas entstehen, angeblich auf Kosten der Plastokonten, zunächst einzelne, getrennte Fettröpfchen, die am entfetteten Schnitt als Vakuolen erscheinen (Fig. 151, *B*), an Größe zunehmen, zusammenfließen und endlich das ganze Protoplasma samt dem Kern an die Oberfläche drängen. Dabei nimmt die Zelle beträchtlich an Größe zu und umgibt sich mit einer Membran. Besonders solche,

nicht ganz fertige Fettzellen, bei denen die Oberfläche noch einen färbbaren Protoplasmasaum nach innen von der Membran erkennen läßt, sind es, welche am entfetteten Schnitt, in Profilstellung gesehen, ausgesprochene »Siegelringformen« darstellen (Fig. 151, *C*).

Bei mangelhafter Ernährung (Inanition, Marasmus) kann die Fettzelle ihren Fettgehalt teilweise oder ganz verlieren; ihr Protoplasma wandelt sich innerhalb der Membran (Fig. 152) in einen sternförmigen Körper um, der den Kern umschließt, während zwischen Membran und Zellkörper sich ein flüssiger Inhalt, der aus Eiweiß und Schleim besteht, ansammelt (seröse Fettzellen).

In solche Fettzellen können auch Wanderzellen eindringen, das Fett resorbieren und als vergrößerte Elemente das Innere erfüllen. Man hat dieses Vorkommen zahlreicher Kerne irrtümlich als eine Wucheratrophie (Flemming) aufgefaßt.

Vom typischen Fettgewebe sind jene Formen zu unterscheiden, welche durch Fettspeicherung in gewöhnlichen Bindegewebszellen entstehen können. Unter Umständen kann Fett aber auch in anderen Zellen aufgehäuft sein; so in blasigen Stützzellen, Knorpelzellen, Drüsenzellen (Leber, Talgdrüsen), den Retikulumzellen der Thymus usw.

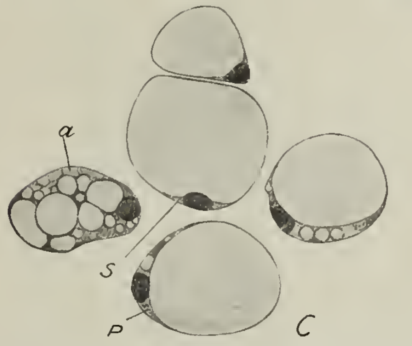


Fig. 151. Entwicklung des Fettgewebes. *A* aus einem Fettläppchen eines sechswöchigen Kätzchens. Flemmings Gemisch. Protoplasmatische Fettbildungszellen. *F* osmiumgeschwärzte Fettkugeln. *B* drei Fettbildungszellen der jungen Ratte. Sublimatfix. *V* Vakuolen an Stelle des gelösten Fettes. *C* Fettzellen aus dem Subkutangewebe der Ratte. *a* eine Bildungszelle mit an den Rand gedrängtem Kern; *S* Siegelringform; *P* Protoplasmarest, in dem teilweise noch Fettropfen auftreten. Sublimat-Eisessig. Delaf. H. V. 500.

Nach demselben mechanisch-funktionellen Prinzipe gebaute Stützgewebe, wie das Fettgewebe, finden sich bei den Mollusken weit verbreitet als »zellig-blasige Bindesubstanz«, bei Neunaugen als schützende Säule über dem Rückenmark und Gehirn (Fig. 140*A*; Fig. 153), bei Petromyzon marinus als becherförmige Stütze des Auges und a. a. O. Man kann diese Formen als

blasiges Stützgewebe von chordoidem Typus

zusammenfassen, weil das primitivste Stützorgan des Wirbeltierkörpers, die Chorda dorsalis oder Rückensaite, ebenfalls aus großen, mit einer derben Membran versehenen und mit Flüssigkeit erfüllten Blasen aufgebaut wird; nur werden sie hier (vgl. das vorige Kapitel und Fig. 140) von

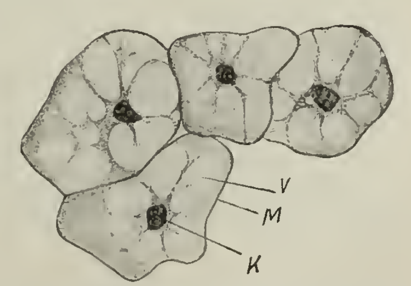


Fig. 152. Vier seröse Fettzellen aus gelatinösem Knochenmark. Winterfrosch. Alaun-HNO_3. Delaf. H-Congorot. *K* mittenständiger Kern. *M* Membran. *V* Vakuolen. V. 500.

einer zugfesten, aber biegsamen Scheide aus leimgebenden Fibrillen zu einem eigenen Skelettstücke verbunden, das durch seine Formbeständigkeit und Biegungselastizität einen knorpelartigen Eindruck macht. Etwas Ähnliches ist aber auch bei den S. 130 aufgeführten Organen mancher Tiere (Epiglottis, Lyssa der Zunge, Corpus fibrosum penis z. B. der Katze) der Fall.

Die Zellen der sog. Chordagallerte sind auf der Höhe ihrer funktionellen Ausbildung, bei den niederen Fischen zeitlebens, bei Ichthyopsiden nnd Sauropsiden im larvalen Zustande große Blasen, mit einer widerstandsfähigen Membran, die oft durch faserartige Einlagerungen (Tonofibrillen) verstärkt ist und innen von einer dünnsten Protoplasmalage überzogen wird, die an einer Stelle den ganz an die Wand gedrückten Kern enthält.

Das Innere wird von einer Flüssigkeit erfüllt, die durch einen hohen Glykogengehalt ausgezeichnet ist (J. Neumann) und durch deren Turgordruck die Membran gespannt erhalten wird.

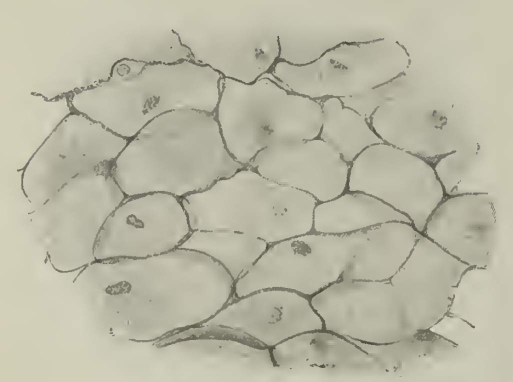


Fig. 153. Blasiges Stützgewebe von der Decke des Gehirns eines Ammocötes am Querschnitt. V. 500 (S.).



Fig. 154. Isolierte Zellen der Chorda dorsalis. *A* von Ammocötes; *B* aus der Schwanzchorda einer einjährigen Maus. 1/2 % Osmiumsäure. V. 500 (S.).

Zwischen den Zellen findet sich keine Interzellularsubstanz, sie sind leicht isolierbar (Fig. 154) und vermögen sich, bei starken Biegungen der Chorda, aneinander zu verschieben, nach der Stelle geringeren Druckes auszuweichen.

In der Chorda der Säugetierembryonen erreichen die blasigen Zellen nicht mehr eine so bedeutende Größe, und das Protoplasma wird nicht ganz an die Wand gedrängt, so daß man den Kern auch in der Mitte der Zelle finden kann. Aber selbst bei erwachsenen Säugetieren können Segmente der Chorda erhalten bleiben, so z. B. zwischen den Schwanzwirbeln der Mäuse und Ratten; und auch hier bleiben die Zellen isolierbare Blasen (Fig. 154, *B*) von mechanisch-funktioneller Bedeutung.

Im allgemeinen gehen aber die Chordazellen dort, wo durch Entwicklung knorpeliger oder knöcherner Wirbel ihre Funktion überflüssig wird, sekundäre Veränderungen ein; sie werden durch interzelluläre Flüssigkeitsausscheidungen auseinander gedrängt und bilden ein eigentümliches, vielfach durchbrochenes Balkenwerk (Chordaretikulum) (Fig. 223), oder sie können sogar epidermoide Umwandlungen zeigen und das Aussehen von Stachelzellen annehmen (Knochenfische). Näheres über diesen Rückbildungsvorgang siehe unter Entwicklung der Wirbelsäule.

Das blasige Stützgewebe von chondroidem Typus

schließt sich enge an das chordoide an, doch lassen sich aus ihm nicht mehr druckelastische Zellblasen isolieren. Die mechanische Funktion der Zellen tritt immer mehr zurück und geht über auf eine zusammenhängende Interzellularsubstanz, welche in der einfachsten Form aus den zu einem Fachwerk verschmolzenen Zellmembranen bestehend gedacht werden kann.

Diese einfachsten Formen, welche sich vornehmlich bei Wirbellosen (z. B. in der Zungenstütze mancher Mollusken) (Fig. 155), aber auch bei niederen Fischen finden, sind wegen der Dünnheit der interzellulären Scheidewände oft schwer vom chordoiden Stützgewebe abzugrenzen, und in ihnen spielt noch der Turgordruck der großblasigen Zellen eine wesentliche mechanische Rolle für die Spannung der Scheidewände. Diese Formen führen aber unmittelbar zum Knorpelgewebe hinüber, indem mit sinkendem Turgordruck der Zellen eine zunehmende Vermehrung und Festigkeit der Interzellularsubstanz auftritt (Fig. 156).



Fig. 155. Chondroides Stützgewebe mit ganz dünnen Zwischenwänden (*m* von der Fläche). Radulastütze von Paludina vivipara (lebendig gebärende Sumpfschnecke). V. 110 (S.).

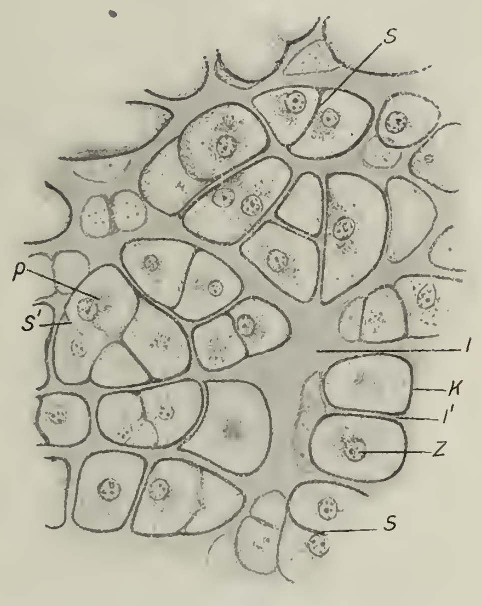


Fig. 156. Chondroides Stützgewebe, schon ganz knorpelartig. Radulastütze von Murex trunculus (Stachelschnecke). *I* Interzellularsubstanz; bei *I'* eine dünne Scheidewand bildend; *Z* Zelle; *K* stark gefärbte Crusta der Zelle; *P* Sphäre (?); *S* einfache Scheidewand zwischen zwei Zellen; bei *S'* in Bildung. V. 500 (S.).

Bei den Anuren und höheren Wirbeltieren ist das chondroide Stützgewebe meist mit faserigem Bindegewebe vermischt, indem seine Zellen mit ihrer kapselartigen Zwischensubstanz Züge von Bindegewebsbündeln umschließen.

Aber auch hier führt das Gewebe an vielen Stellen unmittelbar zum Knorpelgewebe hinüber, indem die Scheidewände sich verdicken, die charakterische Färbbarkeit der Knorpelsubstanz annehmen und die dazwischen gelegenen Bindegewebsbündel assimiliert werden.

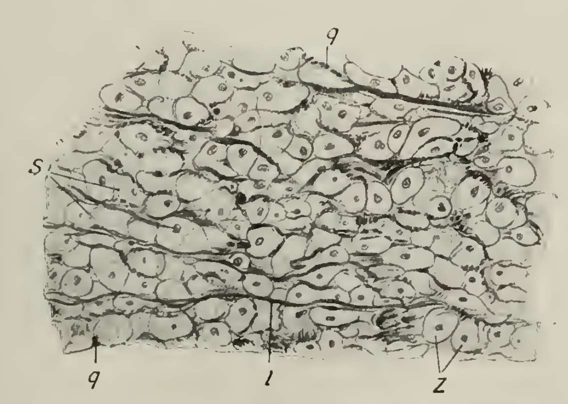


Fig. 157. Chondroides Stützgewebe aus dem Sesamknoten der Achillessehne vom Frosch. Sagittalschnitt *l* Bindegewebsbündel längs, *q* quer getroffen; *Z* blasige Zellen; *S* Scheidewände zwischen ihnen von der Fläche. V. 110.

Als eine typische, längst bekannte, aber vielfach verkannte Form dieses

chondroiden Stützgewebes soll der Sesamknoten in der Achillessehne des Frosches besprochen werden. Er läßt an sagittalen Längsschnitten erkennen, daß er in seinen oberflächlichen Teilen von einer dichteren Lage von Sehnenbündeln der Länge nach durchsetzt wird, die nach innen zu immer mehr von großen, kaum färbbaren, daher anscheinend blasigen Zellen (Fig. 157) auseinander gedrängt werden. Außerdem zweigen Faserbündel auch in senkrecht zum Längsverlauf der Sehne gerichteten, hauptsächlich frontalen, d. h. parallel zur Oberfläche, am sagittalen Längsschnitt daher quer getroffenen Zügen ab; aber auch sagittal gerichtete, an solchem Schnitt längs durchschnittene Fasern zweigen ab, um sich, wie die anderen, gegen die Tiefe zu in immer feinere Gitter zwischen den vorherrschenden Zellen aufzulösen. Diese sind vollkommen homogen bis auf ein körnig-fädiges Protoplasmawölkchen in der Nähe des Kernes, welches an

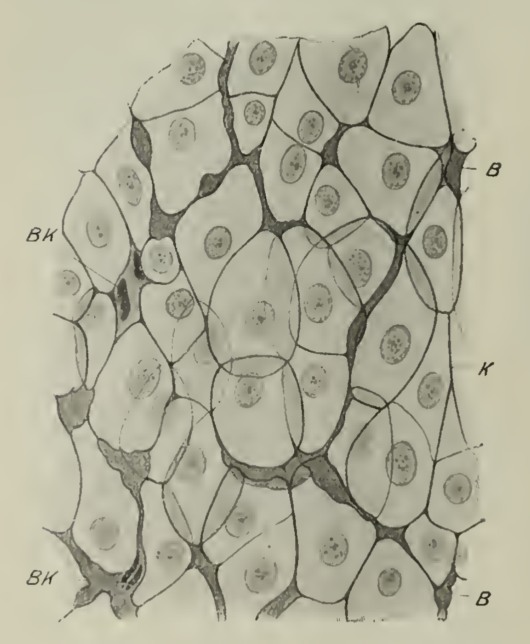


Fig. 158. Chondroides Stützgewebe aus einem Sesamknötchen des Eichhörnchens. B Bindegewebe; BK Kerne dieses; K Scheidewände zwischen blasigen Zellen. V. 730 (S.).



Fig. 159. Grundsubstanzarmer Knorpel (Kiemenknorpel von Ammocötes). Pikrinsublimat Hl. E. I Interzellular (Grund-) substanz im senkrechten Durchschnitt; I' von der Fläche; Z jugendliche Knorpelzellen, aus den Zellen des faserigen Perichondriums P sich entwickelnd. V. 575 (S.).

den frischen Zellen deutlich sichtbar ist und ein Zentriol enthält (Meves). Der Kern ist selten kugelig, meist tief gelappt. Die Zellen lassen sich beim Zerzupfen des frischen Gewebes leicht als durchsichtige, zartrandige Gebilde isolieren, von deren Körperlichkeit man sich dadurch überzeugen kann, daß man sie unter dem Deckglas zum Rollen bringt.

Sie retrahieren sich nicht bei elektrischen Entladungsschlägen oder bei Behandlung mit Alkohol, Formalin, Müllers Flüssigkeit, kurz unter jenen Umständen, welche, wie später gezeigt werden wird, Knorpelzellen zum Schrumpfen bringen. Sie färben sich auch nicht, wie diese, mit Jod.

Um die Zellen ist am Schnitt ein gleichmäßiger, glänzender Saum sichtbar, der bei guter Fixierung sich mit basischen Farben, auch mit Delafields Hämatoxylingemisch, scharf vom umgebenden Bindegewebe trennen läßt.

Es handelt sich aber nicht, wie beim chordoiden Stützgewebe, um Kapseln oder

Membranen, die jede einzelne Zelle umschließen, sondern um ein zartwandiges Wabenwerk, dessen einfache Wände benachbarten Zellen gemeinsam sind, in dessen Lücken letztere liegen, aus denen sie leicht als nackte Gebilde herausfallen und das sie vom umgebenden Bindegewebe trennt.

Diese eigentümlichen Zellen in Verbindung mit ihrer kapselartigen Zwischensubstanz verleihen dem Sesamknoten seine knorpelartige Konsistenz. Ein gleiches Gewebe findet sich beim Frosch noch an vielen anderen Stellen, und zwar stets dort, wo funktionell eine gewisse Druckelastizität verlangt wird oder wo das in seiner Längsrichtung so wenig strebefeste Bindegewebe versteift werden soll.

Es findet sich aber auch bei allen anderen Tierklassen mit Ausnahme — soweit jetzt bekannt ist — bei Selachiern und Ganoiden. Weit verbreitet ist es bei den Petromyzonten und Myxine, bei der es sogar selbständige Skelettstücke (den sog. Zungenbeinkiel) bildet; weiter bei den Knochenfischen im Anschluß an das knorpelige und knöcherne Skelett oder selbständig; bei Sauropsiden und Säugetieren, meist in den Sesamknötchen der Beugesehnen (Fig. 158). Beim Maulwurf versteifen solche chondroide Stützzellen die Schwanzsehnen;. beim Menschen finden sie sich z. B. am Ansatz der Quadrizepssehne an die Patella.

Das Knorpelgewebe.

Das Knorpelgewebe ist hauptsächlich durch seine physikalischen und chemischen Eigenschaften ausgezeichnet. Es ist ziemlich fest (druckelastisch) und dabei biegsam, soweit es nicht verkalkt ist. Seine Druckfestigkeit ist neunmal so groß als die Zugfestigkeit und beträgt rund 1,5 kg auf den Quadratmillimeter beim menschlichen Rippenknorpel. Vermöge dieser Eigenschaften findet es sich bei vielen niederen Wirbeltieren zeitlebens, bei den höheren während eines Teiles des Embryonallebens als Stütze des ganzen Körpers (knorpeliges Skelett) und dauernd auch bei ausgebildeten höheren Tieren, teils in Form von Skeletteilen, teils als Stütze von Weichgebilden.

Morphologisch besteht es aus einer sehr spärlichen bis sehr reichlichen Interzellular- oder Grundsubstanz, in welche Zellen oder Zellgruppen eingelagert sind.

Als Organ wird der Knorpel von einer faserigen bis geflechtartigen, fibrösen Haut, die reichliche elastische Fasern enthalten kann, auch reich an spindelförmigen bis abgeplatteten Zellen ist, dem Perichondrium, umschlossen. Dieses ist für das Wachstum und die Regeneration des Knorpels von größter Bedeutung.

An Gelenkflächen fehlt ein solches Perichondrium.

In seinen einfachsten Formen schließt sich das Knorpelgewebe enge an gewisse Formen des chondroiden Stützgewebes an, indem es aus großen, blasenartigen Zellen besteht, die durch ein dünnwandiges Fachwerk von Interzellularsubstanz getrennt werden; dieses macht den Eindruck von dünnen Kapseln um die Zellen oder den einer spärlichen Kittsubstanz zwischen den Zellen. Beim Zerzupfen gelingt es aber nur, nackte Protoplasmakörper und Teile der Wabenwände, niemals von Kapseln umschlossene Zellen zu isolieren.

Man hat solche grundsubstanzarme Formen auch als Zell- oder Parenchymknorpel (Knorpel ohne Grundsubstanz, Kölliker; epitheloider Knorpel) bezeichnet. Er ist teilweise nur eine ontogenetische Vorstufe des grundsubstanzreichen Knorpels (viele Knorpel von Wirbeltierembryonen), teilweise findet er sich bei niederen Wirbeltieren, z. B. in den weichen Knorpeln der Zyklostomen (Fig. 159), in den Kiemenblättern der Knochenfische zeitlebens. Unter den Säugetieren findet er sich im äußeren Ohre kleiner Nagetiere und Fledermäuse.

In diesen Fällen spielt der Turgordruck der Zellen noch eine große Rolle bei der Spannung der dünnen Grundsubstanzwände und damit für die Druckfestigkeit des ganzen Knorpels. Daher sind auch die Zellen meist noch sehr reich an Flüssigkeit oder, wie im Ohrknorpel der Mäuse (Fig. 160), von einem großen Fettropfen erfüllt, der das Protoplasma auf eine dünne Rindenzone verdrängt, in der an einer Stelle ein

oder meist zwei Kerne liegen. Solche Knorpel wirken also zum Teil, ähnlich wie das chordoide Stützgewebe, auch durch die Druckelastizität ihrer Zellblasen. Natürlich kann ein solcher Knorpel nur verhältnismäßig geringen Druckkräften elastischen Widerstand leisten.

Fig. 160. Grundsubstanzarmer oder Zellknorpel. Ohrmuschel der Maus. Nach Entfernung der Haut entwässert und in Damarharz eingeschlossen. V. 110.

Wo ein größerer Widerstand nötig wird, sinkt der Turgordruck in den Zellen, wird die Masse der Interzellularsubstanz vermehrt und gewinnt nun ihrerseits erhöhte Festigkeit.

Solche grundsubstanzreiche Knorpel unterscheidet man, je nach dem Aussehen und der Beschaffenheit dieser Grundsubstanz, als 1. Hyalinknorpel, 2. elastische oder Netzknorpel und 3. Bindegewebs- oder Faserknorpel.

1. Im Hyalinknorpel (Fig. 161) erscheint die Grundsubstanz im frischen Zustande bläulichweiß, milchartig, in dünnen Schichten durchscheinend, oft homogen, anscheinend strukturlos. Er bildet die Hauptmasse des embryonalen Skelettes, das Skelett der Knorpelfische; beim Erwachsenen findet er sich im Anschluß an das Skelett als Gelenkknorpel, Nasenknorpel, Hamulus pterygoideus, Rippen- und Schwertbeinknorpel usw. und unabhängig vom Skelett im Kehlkopf (Cartilago thyreoidea, cricoidea, arytaenoidea und triticea), in den Stützringen der Trachea und großen Bronchien; bei Tieren auch in der Sklera und an manchen anderen Stellen.

Als Schulbeispiel eines Hyalinknorpels gilt gewöhnlich der des Oberschenkelkopfes vom Frosch.

Man kann leicht vom überlebenden Knorpel dünne Schnitte aus freier Hand anfertigen und am besten zunächst ohne Zusatz untersuchen.

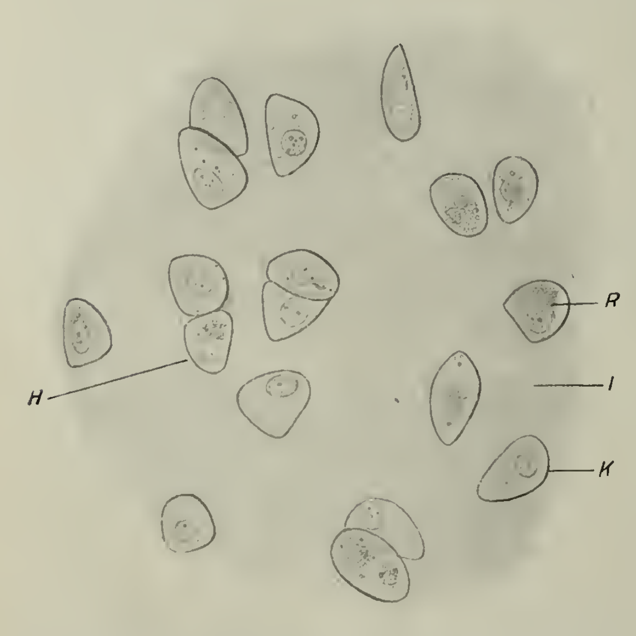


Fig. 161. Frischer Hyalinknorpel vom Oberschenkelkopf des Frosches am Durchschnitt; in 0,75% NaCl-Lösung. *H* Andeutung eines Hofes; *I* Interzellularsubstanz; *K* Kapsel; *R* retrahierte Zelle. V. 380.

An solchen Schnitten (Fig. 161) kann man die wesentlichen Bestandteile aller Hyalinknorpel: 1. Zellen und Zellgruppen, 2. eine reichliche Interzellular- oder Grundsubstanz beobachten.

Hier seien zunächst die Zellen und Zellgruppen mit Berücksichtigung der an anderen Hyalinknorpeln gemachten Erfahrungen besprochen.

Dichter gedrängt und etwas abgeplattet gegen die freie Oberfläche, nehmen die

Zellen in der Tiefe mehr ovoide Form oder die von Kugelsegmenten an und liegen meist in Gruppen, wie sie durch Zwei-, Vier- und Mehrfachteilung einer Zelle entstehen und in denen sie ihre ebenen Flächen einander zuwenden.

Die Zellen besitzen ein wasserreiches Protoplasma, in dem deutlich fädige Bildungen von gewundenem Verlaufe, hauptsächlich um den kugeligen Kern herum, oft konzentrisch zu ihm, angeordnet zu sehen sind. Diese Fäden sind nunmehr als Plastokonten erkannt worden.

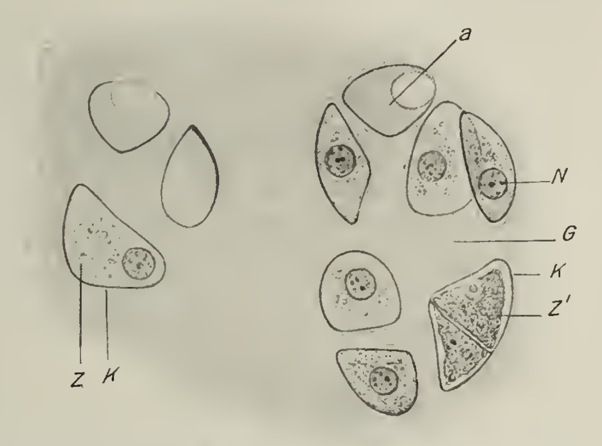


Fig. 162. Hyalinknorpel vom Oberschenkelkopf des Frosches. Frischer Schnitt in $^1/_2$% Alaunlösung. Tiefe Partie. *Z* Zellkörper, die Kapsel *K* vollständig ausfüllend; *Z'* leicht geschrumpfte Zelle; *N* Kern; *a* leere Zellhöhle, angeschnitten; *G* Grundsubstanz. V. 500.

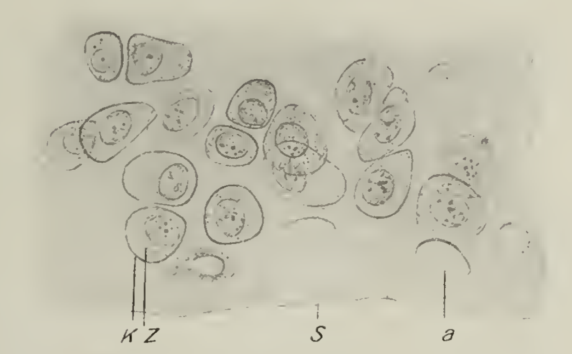


Fig. 163. Randpartie desselben Knorpels. *S* perichondriumartiger Saum. V. 500.

Auch ein Netzapparat, der meist den Kern einschließt, ist in Zellen des Säugtierknorpels beschrieben worden (Pensa). Doch muß die Frage, ob er nicht mit den Plastokonten in engerer Beziehung steht, noch offen gelassen werden.

Außerdem enthält das Protoplasma eine dichtere Sphäre mit Zentriol, Vakuolen, fast in allen Zellen kleinste Fettröpfchen und bei gut genährten Tieren Glykogen. Es färbt sich daher lebhaft braun mit JJK. Ausnahmsweise kommen in den Zellen mancher Knorpel niederer Wirbeltiere auch Pigmentkörnchen vor.

Der Kern ist in der lebenden Zelle kaum sichtbar, wird es aber schon durch Zusatz von $^3/_4$%iger Kochsalzlösung. Scharf tritt er in $^1/_2$%iger Kalialaunlösung (Ranvier), hervor; dabei läßt er eine glänzende Kernmembran, verstreute Chromiolen und ein, manchmal auch zwei glänzende Kernkörperchen erkennen (Fig. 162).

Das Protoplasma ist ungemein empfindlich. Im lebenden Zustande füllt es seine Höhle in der Grundsubstanz vollkommen aus; wo ein zirkumzellulärer (perizellulärer, Neumann) Spaltraum um die Zelle vorkommt, hat bereits eine Ablösung dieser von ihrer Wand stattgefunden.

Diese Ablösung kann unter Ausziehen feiner stachel- oder oft langer und ungemein regelmäßiger zilienartiger Fortsätze, die irrtümlich auch für Zellfortsätze gehalten wurden, an der ganzen Oberfläche der Zelle stattfinden, oder die Zelle bleibt als stark lichtbrechendes, geschrumpftes Protoplasmaklümpchen mit wenigen langen Ausläufern mit der Wand in Berührung; endlich kann sie auch sich glattrandig ablösen und seitlich der Höhlenwand anliegen (Fig. 162, *Z'*). In den letzteren Fällen ist von einem Kern in der ungefärbten Zelle nichts mehr zu sehen.

Diese Retraktion tritt ein beim Absterben der Zellen (Leichenknorpel), bei mechanischen Verletzungen (durch den Schnitt), elektrischen Entladungsschlägen, Zusatz von

Wasser, Alkohol, Formalin, Müllers Flüssigkeit usw. Sie ist überhaupt nur hintanzuhalten durch Behandlung dünner Knorpelplatten mit $^1/_2$% iger Alaunlösung oder guten Fixierungsmitteln. Aber auch diese vermögen an dickeren Knorpelstücken nur die oberflächlichen Zellen in ihrer Lage zu erhalten, während in der Tiefe ebenfalls die Retraktion der Zellen eintritt.

Im allgemeinen sind die Knorpelzellen auch bei anderen Tieren von abgerundeter Gestalt. Dagegen wechselt ihre Anordnung, die Art ihrer Verteilung in der Grundsubstanz, sehr und zeigt oft für einzelne Tiergruppen ganz charakteristische Verhältnisse.

So können die Zellen ganz gleichmäßig verteilt sein (viele Knochenfische), in bestimmten Reihen und Zügen angeordnet erscheinen oder endlich wohl abgegrenzte Gruppen von rundlicher, polyedrischer oder länglicher Gestalt bilden (Selachier, Ganoiden), welche wenige bis sehr zahlreiche Zellen enthalten.

Ganz allgemein gilt für die von Perichondrium umschlossenen Hyalinknorpel des Menschen und der Säugetiere, daß die rundlichen Zellen im Inneren Gruppen (Zellnester) von länglicher Form bilden, deren Längsachse radiär zur Oberfläche gerichtet ist. Gegen letztere lösen sich die großen Gruppen mehr in kleinere, endlich in einzelne Zellen von mehr abgeplatteter Form auf, deren Längsachse parallel zur Oberfläche gerichtet ist und die übergehen in dicht gedrängte, spindelförmige Zellen des Perichondriums.

Es gibt aber auch Knorpel, deren Zellen durchweg eine spindelförmige oder verzweigte, verästelte Form besitzen: entweder als ontogenetische Entwicklungsstadien, wie z. B. in den oberflächlichen Lagen wachsender Gelenkknorpel, im Patellarknorpel von Embryonen und Neugeborenen oder bei niederen Tieren, wie z. B. bei Kephalopoden, Selachiern, Ganoiden; im Skleralknorpel von Sauriern usw. auch im ausgebildeten Zustande

Die Interzelllar- oder Grundsubstanz. Sie ist im Femurkopf vom Frosch anscheinend ganz homogen, glasartig durchsichtig (Fig. 161). Nur die unmittelbare Begrenzung der unversehrten Zelle wird von einem stärker lichtbrechenden, gleichmäßig schmalen Saum gebildet, welcher an der leeren Knorpelzellhöhle, noch deutlicher aber nach Behandlung mit $^1/_2$% iger Alaunlösung als grünlich glänzende Kapsel hervortritt (Fig. 162, *K*).

Man hat diese Knorpelkapsel früher vielfach als Zellmembran, also — nach der damaligen Vorstellung — als wesentlichen Bestandteil der Knorpelzelle aufgefaßt; sie ist jedoch nur eine besondere Differenzierung der Grundsubstanz, welcher eine gewisse morphologische und mikrochemische Selbständigkeit zukommt, wie ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber chemischen und physikalischen Einwirkungen, sowie ihre besondere Affinität zu bestimmten Farbstoffen beweist.

Aber auch die Grundsubstanz außerhalb dieser Kapseln läßt, obwohl anscheinend ganz homogen, bei gewissen Behandlungen noch weitere Differenzierungen erkennen. Ehe darauf eingegangen wird, sei die Grundsubstanz des Hyalinknorpels im allgemeinen besprochen.

Sie zeigt ein verschiedenes Verhalten je nach Art und Alter des Knorpels. In jugendlichen Knorpeln und in den durch Apposition angelagerten Zonen wachsender Knorpel ist die gesamte Interzellularsubstanz gleichartig und besteht aus feinen Bindegewebsfibrillen, welche in eine die letzteren unsichtbar machende, maskierende Kittsubstanz eingeschlossen sind. In den typischen Hyalinknorpeln ist am frischen Schnitt von den Fibrillen nichts zu sehen.

Sie werden aber durch Mazeration, Behandlung mit 10% iger Kochsalzlösung, Trypsinverdauung, verbunden mit Druck auf den Schnitt, sichtbar. An 2—3 μ dicken, der Trypsinverdauung unterworfenen Paraffinschnitten kann man sie mit spezifischen Bindegewebsfärbungen gut darstellen.

Andere sog. Hyalinknorpel lassen schon im frischen Zustande eine streifige oder punktierte Struktur (je nach der Schnittrichtung) erkennen; so z. B. erwachsener Rippen-

knorpel, dessen Grundsubstanz dann wie mattes Glas erscheint oder Gelenkknorpel, besonders der der Vögel in den oberflächlichen Teilen.

Im fertigen Knorpel zeigt die Grundsubstanz um die einzelnen Zellen oder die aus einer Zelle durch Teilung entstandenen Zellgruppen (isogene Zellgruppen) kapsel- und hofartige Differenzierungen, welche sich durch verschiedenes Lichtbrechungsvermögen und verschiedene Färbbarkeit unterscheiden lassen; man hat sie als Zellkapsel und Zellhof, bzw. Zellteritorium bezeichnet.

Zwischen diesen kugelförmigen oder polyedrischen zirkumzellulären Ballen oder Territorien bleibt ein zusammenhängendes Fachwerk, welches sie verbindet oder trennt und welches als interterritoriale oder interkapsuläre Substanz bezeichnet wird.

So kann die Grund- oder Interzellularsubstanz des Knorpelgewebes eine verwickelte territoriale Gliederung von wechselndem Aussehen zeigen, die nur verständlich wird, wenn man die Entwicklung des Gewebes, und zwar sowohl phylo- als ontogenetisch verfolgt. Dazu eignen sich im allgemeinen die grundsubstanzarmen (Zell-) Knorpel besser als grundsubstanzreiche und im besonderen die knorpeligen Flossenstrahlen im Schwanze von Ammocötes, deren Entwicklung genau verfolgt ist. Sie geht zunächst vom freien Flossensaume gegen die Flossenachse in einer gemeinsamen, dichtzelligen Anlage vor sich, bis sich die einzelnen Knorpelstäbchen isoliert haben. Dann erfolgt deren weiteres Wachstum in der Richtung von der Basis des Strahles zu seiner Spitze; verfolgt man die (in Taf. V, Fig. 164 schematisch dargestellten) Entwicklungsvorgänge am Flossenstrahl von dieser peripherwärts wachsenden Spitze bis zur Basis, so kann man die verschiedenen Stadien der Chondrogenese ähnlich beobachten, als wenn man sie an einer ontogenetischen Entwicklungsreihe verfolgen würde.

Die äußerste Spitze des wachsenden Strahles stellt, wie die Anlage der meisten Knorpel[1]), eine symplasmatische, kernreiche Masse ohne deutliche Zellgrenzen dar (Taf. V, Fig. 165). In ihr tritt zunächst eine Abgrenzung von Zellen durch feine Linien auf, welche der optische Durchschnitt dünner Wabenwände, einer kittartigen, verdichteten Interzellularsubstanz sind. Diese Substanz ist oxyphil, stärker lichtbrechend als das Protoplasma und wird als prochondrale Grundsubstanz bezeichnet. Sie wandelt sich weiterhin unter Zunahme ihrer Masse, Änderung ihres chemischen Charakters und Wachstum der eingeschlossenen Zellen in die basophile protochondrale Grundsubstanz (*i'*) um, welche noch immer ein zusammenhängendes Wabenwerk zwischen den Zellen bildet, das schon eine der mechanisch-funktionellen Beanspruchung des Knorpelstrahles entsprechende tektonische Anordnung (am Durchschnitt eine Leiterform) zeigt.

Noch weiter gegen die Basis des Flossenstrahles oder in älteren Stadien wird auf diese protochondrale Grundsubstanz (Taf. V, Fig. 166, *iK*) von Seite der Zellen eine dünne Lage prochondraler aufgelagert, welche den Eindruck von Kapseln machen muß, durch welche die basophile Grundsubstanz von den Zellen abgedrängt wird. Endlich erfährt diese protochondrale Grundsubstanz abermals eine chemische Umwandlung, indem sie ihre Basophilie verliert (Taf. V, Fig. 167, *iK*) (metachondrale Grundsubstanz); gleichzeitig nimmt aber auch die dünne zirkumzelluläre Schichte, die oxyphile Kapsel, protochondralen Charakter an.

Die Interzellularsubstanz zeigt nun bereits eine Gliederung, indem sie aus basophilen Kapseln um die Zellen und einer nicht basophilen Interkapsularsubstanz besteht, die ein zusammenhängendes Wabenwerk bildet.

Die Dickenzunahme des Knorpelstabes erfolgt außer durch diese intussuszeptionellen

1) Nur die bei Selachiern und die der Wirbelkörper von Reptilien stellt ein mehr lockeres mesenchymatisches Gewebe dar. Nach Studnička kommt eine solche Anlage auch bei Froschlarven vor.

Wachstumsvorgänge noch durch Teilung der Zellen senkrecht zur Längsachse des Strahles und Ablagerung neuer Grundsubstanz zwischen den geteilten Zellen. Weiter aber auch durch appositionelle Auflagerung, indem Zellen des begrenzenden faserigen Perichondriums (Fig. 159, *Z* und Taf. V, Fig. 166, *pZ*) zu Knorpelzellen werden. Dabei üben diese — und das ist eine ihrer am meisten charakteristischen Eigenschaften — einen assimilatorischen Einfluß auf die leimgebenden Fibrillen und elastischen Fasern des Perichondriums aus, welche dadurch in die Grundsubstanz eingeschmolzen werden.

Endlich gehen in jedem Stadium der Entwicklung ganze Zellen (sog. kataplastische Zellen) zugrunde, d. h. wandeln sich gänzlich in Grundsubstanz um, so daß sich für das Wachstum, die Massenzunahme, des Knorpelgewebes eine dreifache Quelle feststellen läßt: 1. das intussuszeptionelle, 2. das appositionelle Wachstum und 3. endlich Umwandlung ganzer Zellen in Grundsubstanz.

Mit der Bildung von Kapsel- und interkapsulärer Substanz ist aber die territoriale Gliederung der Grundsubstanz nicht erschöpft. Geht sie auch bei den Flossenstrahlen von Ammocötes nicht darüber hinaus, so findet man an anderen Stellen, z. B. im harten Schädelknorpel, besonders schön bei dem von Myxine (Taf. V. Fig. 168), daß die Kapselsubstanz sich abermals in zwei Lagen sondert: eine die Zelle unmittelbar umgebende Kapsel und eine diese umgebende Schichte, den Zellhof, welcher für sich wieder in einen inneren und äußeren zerfallen kann.

So sehen wir im kompliziertesten Falle eine reiche territoriale Gliederung der Knorpelsubstanz, indem um die Zellen wie konzentrische Schalen ineinander gesteckte Schichten von wechselndem chemisch-physikalischen Charakter aufeinander folgen, die schließlich von einem zusammenhängenden interterritorialen Fachwerk getrennt oder verbunden werden. Alle diese Schichten bilden aber ein kontinuierliches Ganzes, welches in sich wachstumsfähig ist und sekundäre Differenzierungen zeigen kann.

Diese territoriale Gliederung der Knorpelgrundsubstanz ist seit langem bekannt und in verschiedenster Weise bezeichnet und gedeutet worden.

Ältere Autoren, welche die gesamte Interzellularsubstanz aus »Kapseln« entstehen ließen, faßten die Interterritorialsubstanz als »primäre«, die Zellhöfe als »sekundäre« Kapseln auf. Mörner bezeichnet diese Teile als »Balkennetz« und »Chondrinballen«, womit er aber nur den stark basophilen inneren Zellhof meint, so daß sein Balkennetz auch die äußeren Zellhöfe mit einschließt. Terrazas unterscheidet eine »Interglobarsubstanz« von den »Chodrinkugeln«, Hammar »intermediäre Züge« und »Mantelsubstanz«.

Von anderer Seite wieder wird die Anschauung von der Zusammensetzung des Hyalinknorpels aus Zellterritorien als durchaus irrig bezeichnet. Diese Zellterritorien sollen nur bisweilen mittels gewisser Reagenzien nachweisbar und nur der Ausdruck von chemischen Differenzen sein. Das Wesentliche sei die fibrilläre Struktur der Knorpelsubstanz (F. C. C. Hansen).

Dem muß entgegengehalten werden: 1. daß es anscheinend Knorpel ohne fibrilläre Struktur gibt (harter Schädelknorpel von Myxine); 2. daß die territoriale Gliederung ohne weiteres dort, wo sie vorhanden ist, bei entsprechender Beleuchtung (enge Blendung) gesehen werden kann; 3. daß die große Mannigfaltigkeit des hyalinen Knorpelgewebes im wesentlichen durch die verschiedene territoriale Gliederung, mit welcher die schon erwähnte verschiedene Verteilung der Zellen innig zusammenhängt, und den allerdings wechselnden Chemismus der einzelnen von den Zellen erzeugten Schichten bedingt ist und 4. daß diese Gliederung nicht nur der Ausdruck chemischer Differenzen ist, sondern auch physikalischer, wodurch ihr eine ausgesprochen mechanisch-funktionelle Bedeutung zukommt.

Färbt man Schnitte durch den harten Schädelknorpel von Myxine über Nacht in maximal verdünntem Pikrofuchsin (1 Tropfen auf 10 ccm Wasser, was etwa $^1/_{100000}$ Gramm S-Fuchsin entspricht), so zeigen Kapsel und innerer Zellhof, die wir als jüngeres Differenzierungsprodukt der Zelle auffassen müssen, eine scharfe Rotfärbung. Dagegen färbt sich der äußere Zellhof lebhaft gelb, die interterritoriale Substanz wieder schwächer rot (Taf. V, Fig. 168).

Diese Höfe zeigen eine konzentrische Schichtung und eine von der Zelloberfläche nach außen zunehmende Festigkeit der Schichten, welche in der erhöhten Widerstandsfähigkeit gegen kochendes Wasser oder Alkalien ihren Ausdruck findet; diese spricht dafür, daß es sich hier um die Wirkung von Oberflächenspannungen handelt, durch welche Kolloide, wie Ramsden gezeigt

Erklärung zu Tafel V

Fig. 164. *Schema zur Erläuterung der Entwicklung eines Schwanzknorpelstrahles von Petromyzon fluviatilis. I. Wachsendes, freies Ende des Knorpelstrahles (prochondrale Grundsubstanz). II. Protochondrale Grundsubstanz. III. Die Grundsubstanz setzt sich zusammen aus oxyphilen Kapseln (oK) und basophiler Interkapsularsubstanz (pG). IV. Ältester Teil des Knorpelstrahles; basophile Kapseln (bK) und oxyphile (metachondrale) Zwischensubstanz (mG). Bei U die Grenze der Umbildung. Z, Z', Z'' Zwickelbildung durch in Grundsubstanz umgewandelte Zellen; S basophile Scheidewand in der oxyphilen Interkapsularsubstanz (S).*

Fig. 165. *Freies Ende eines Flossenstrahles vom 0,5 cm l. Ammocoetes. (Entspricht der Zone I und II des Schemas.) VS synzytiales Ende (Vorknorpel); i oxyphile, prochondrale Zwischensubstanz; i' basophile (chondromukoide, protochondrale) Zwischensubstanz; z Knorpelzelle; p Zelle des Perichondriums; G embryonales Gallertgewebe. V. 720 (S).*

Fig. 166. *Aus einem Längsschnitt durch das distale Ende eines Flossenstrahles von Petromyzon fluviatilis. (Entspricht der Zone III des Schemas); P Perichondrium; pZ perichondrale Zellen, welche prochondrale Grundsubstanz um sich erzeugen (Apposition); GS protochondraler Grenzsaum, mit den interkapsulären Scheidewänden IK zusammenhängend; K oxyphile (prochondrale) Kapselsubstanz, bei a durch Tangentialschnitt allein getroffen; a' prochondrale Scheidewand zwischen zwei eben geteilten Zellen. V. 720 (S).*

Fig. 167. *Partie aus der Mitte des basalen (älteren) Abschnittes eines analogen Flossenstrahles; die Zellen weggelassen. (Entspricht der Zone IV des Schemas.) ZW basophiler Zwickel; bei X scheinbar eine basophile Mittellamelle; IK oxyphile (metachondrale) Zwischensubstanz; K basophile (protochondrale) Kapsel. V. 720. Fig. 165—167 nach mittelst Hämalaun-Eosin gefärbten Präparaten. Man beachte auch die Größenzunahme der Zellen von Fig. 165 zu 167 (intussuszeptionelles Wachstum) (S).*

Fig. 168. *Harter Knorpel von Myxine. Färbung in sehr stark verdünntem Pikrofuchsin. Deutliche territoriale Gliederung; P Perichondrium; A und A' oberflächliche Appositionszone, die bei A' noch eine faserige Struktur zeigt; OZ flache Zellen dieser Zone; K Kapsel; IH innerer, AH äußerer Zellhof; IT interterritoriale Substanz; Z' verdämmernde Zellen. V. 400 (S).*

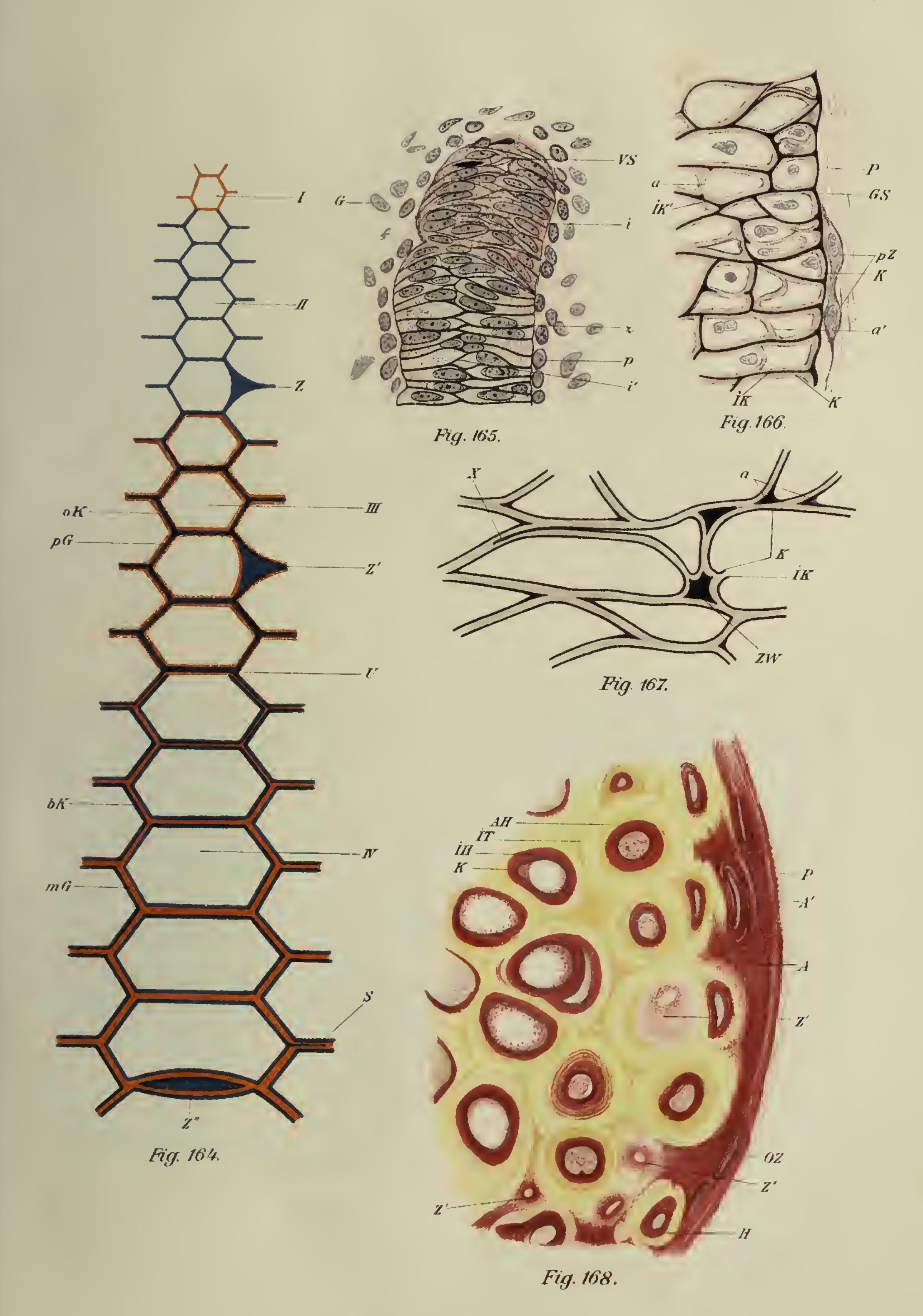


Fig. 164.

Fig. 165.

Fig. 166.

Fig. 167.

Fig. 168.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H F Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.



hat, leicht in festere Schichten umgewandelt werden. Daß es dabei zu physikalisch-chemischen Änderungen der ursprünglich von der Zelle ausgeschiedenen Stoffe kommt, zeigt am besten die verschiedene Färbbarkeit dieser Schichten.

Die Festigkeit, Druckelastizität, des Knorpels hängt größtenteils von diesen konzentrisch um die Zellen entstehenden Schichten, der Kapsel und der Zellhöfe ab; sie sind also ein mechanisch-funktionell wichtiges Strukturprinzip des Knorpels, während das andere im fibrillären Aufbau gesehen werden muß.

Diese beiden Strukturprinzipien finden sich im Knorpelgewebe in der Regel nebeneinander verwirklicht, doch überwiegt, je nach Art, Alter und Örtlichkeit des Knorpels, mit anderen Worten, je nach seiner funktionellen Beanspruchung, bald das eine, bald das andere.

Ganz allgemein herrscht in den Oberflächenschichten die fibrilläre Struktur vor, weil beim perichondralen Wachstum hier die Aufnahme der parallel zur Oberfläche verlaufenden Bindegewebsbündel erfolgt und in diesen Oberflächenschichten der Knorpel auch auf Zug beansprucht wird.

Die territoriale Gliederung, d. h. die Ausbildung druckelastischer Kugelschalen erfolgt erst in der Tiefe, wo der Knorpel vornehmlich auf Druck beansprucht wird, sei es durch Belastung oder seitliche Biegung. Je tiefer die Knorpelschichte, d. h. je dicker der Knorpel ist, desto reicher ist die territoriale Gliederung, desto mehr treten aber auch kataplastische Erscheinungen infolge schlechterer Ernährung des gefäßlosen Gewebes zutage.

Die mannigfaltigen Bilder, welche verschiedene Knorpelarten histologisch darbieten, lassen sich aus diesen Gesichtspunkten befriedigend erklären.

So zeigt z. B. der Nasenscheidewandknorpel, der nur ganz geringer Belastung

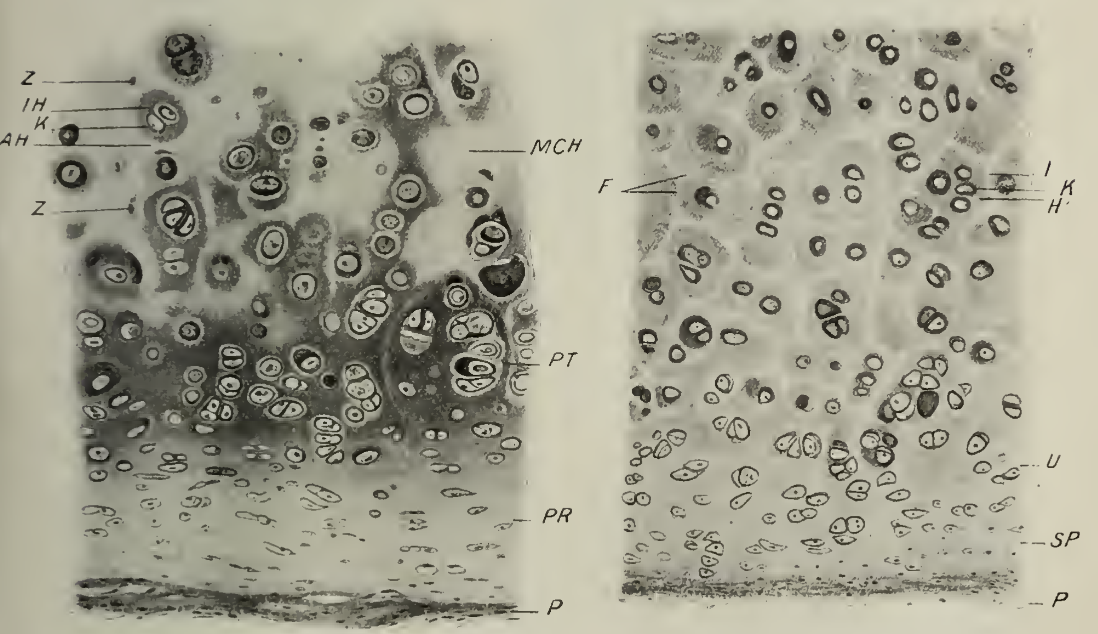


Fig. 169. Nasenscheidewandknorpel vom Hingerichteten. Delaf. H., E. *P* Perichondrium; *PR* hypoperichondrale, oxyphile (prochondrale) Schichte; *PT* chondromukoide (protochondrale) Schichte; *MCH* metachondrale Schichte; *k* Kapsel; *IH* innerer, *AH* äußerer Zellhof; *Z* verdämmernde Zellen. V. 110.

Fig. 170. Trachealknorpel eines Hingerichteten mit deutlicher territorialer Gliederung. Kochsalzsublimat, Delaf. H., E. *P* Perichondrium; *SP* oxyphile hypoperichondrale Schicht; *U* Umlagerungszone; *K* Kapsel; *H* Hof; *I* Interterritorialsubstanz; *F* Fasern, nicht assimiliert. V. 110.

durch seitliche Biegung ausgesetzt ist, nur in seinen zentralen Teilen eine nicht sehr regelmäßige territoriale Gliederung angedeutet (Fig. 169).

Im Trachealknorpel, der durch die rhythmischen Streckungen und Biegungen der Knorpelhalbringe stärkerem und häufigerem Drucke ausgesetzt ist, findet sich in den tieferen Lagen eine ausgesprochene territoriale Gliederung (Fig. 170), die aber nur zur Ausbildung dünner, oxyphiler, vorwiegend kollagene Fasern enthaltender, interterritorialer Scheidewände, stark basophiler Innen- und schwächer basophiler Außenhöfe führt.

Noch weiter entwickelt ist die territoriale Gliederung im massigen Rippenknorpel des Menschen.

Beim Erwachsenen zeigt er unter dem Perichondrium (Fig. 171) eine schmale oxyphile Zone mit senkrecht zur Oberfläche abgeplatteten Zellen, in welcher die maskierten kollagenen Fibrillen ebenfalls parallel zur Oberfläche verlaufen. Darunter folgt eine Zone, in der diffus basophile Substanz auftritt und die Zellen sich abzurunden beginnen (*Ch*).

Noch tiefer, in der Zone des deutlichsten interstitiellen Wachstums, vermehren sich die Zellen zu Gruppen, um welche deutliche Höfe (*H*) auftreten, wodurch die basophile Substanz interterritorial (*I*) verdrängt wird. Auch erfahren hier die kollagenen Fibrillen eine Umordnung senkrecht zur Oberfläche, welche Richtung auch die Längsachsen der isogenen Zellgruppen zeigen. Noch tiefer erfährt die interterritoriale Substanz eine Umwandlung in oxyphile, die Höfe werden stärker basopil, und endlich treten um die basophilen inneren Höfe (*IH*) oxyphile äußere (*AH*) auf, und die interterritoriale Substanz wird wieder basophil (*I'*), hauptsächlich durch reichliche Einschmelzung von ganzen Knorpelzellen und ihren Höfen (*Z*).

Fig. 171. Rippenknorpel eines 33jährigen Hingerichteten. Alkohol, Safranin, saur. Orceïn. Territoriale Gliederung. *P* Perichondrium; *SP* oxyphile hypoperichondrale Schicht; *Ch* basophile Schicht; *K* basophile Kapsel; *H* heller Hof; *I* basophile Interterritorialsubstanz. In den tieferen Teilen schließt sich an die stark basophile Kapsel *K* ein schwächer basophiler innerer Zellhof *IH*, ein oxyphiler, äußerer *AH* an. *I'* basophile interterritoriale Substanz; *Z* verdämmernde Zellen. V. 110.

Die Veränderungen in den einzelnen Zonen des Rippenknorpels folgen sich auf dem Radius des Querschnittes von außen nach innen, ähnlich wie die im wachsenden Flossenstrahl von Ammocötes von der Spitze zur Basis beschriebenen, nur gehen sie, entsprechend der größeren Massenhaftigkeit des Rippenknorpels, weiter.

Andererseits entspricht der Nasenscheidewandknorpel und der Trachealknorpel den peripheren, jüngeren Zonen des Rippenknorpels.

Die geschilderte Reihenfolge am ausgewachsenen Rippenknorpel tritt während der ontogenetischen Entwicklung allmählich auf, so daß jugendlicher Rippenknorpel in den aufeinander folgenden Entwicklungsstadien am Querschnitt sich verhält wie die sich

folgenden oberflächlichen Zonen des ausgebildeten Rippenknorpels oder wie fertiger Nasenscheidewand-, bzw. Trachealknorpel.

In der Mitte des Rippenknorpels Erwachsener finden sich noch weitere kataplastische Erscheinungen. Besonders charakteristisch ist die sog. Asbestfaserung, die Zerklüftung großer Felder von Grundsubstanz, die durch Einschmelzung ganzer Zellbezirke entstanden sind, in starre, parallele Fasern (Fig. 172), welche an den Grenzen der Zellhöfe haltmachen. Solche Stellen können weiterhin der Ausgangspunkt von Erweichungen und Verflüssigungen werden und so zur Entstehung von Räumen, Höhlen, im Inneren des Knorpels führen, die an Resorptionsräume im Knochen erinnern. In der körnigen Masse, die sie erfüllt, können gelegentlich noch wohlerhaltene Zellhöfe, die der Einschmelzung länger Widerstand leisten, gefunden werden.

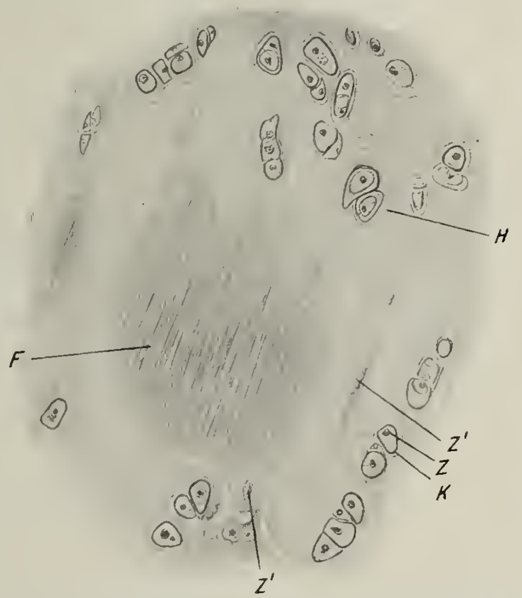


Fig. 172. Rippenknorpel. Mensch. Formalin, ungefärbt. Mittlerer Teil. *F* Asbestfaserung; *Z* geschrumpfte Zelle; *K* Kapsel; *H* äußerer Zellhof; *Z'* verdämmernde Zellen, V. 110.

Der Gelenkknorpel des Menschen und größerer Säugetiere zeigt Eigentümlichkeiten, welche wieder nur der Ausdruck seiner besonderen mechanisch-funktionellen Beanspruchung sind. Er hat den stärksten Druck, verbunden mit seitlicher Verschiebung auszuhalten, letztere besonders in den Oberflächenschichten. Er muß daher außer Druckelastizität auch eine nicht unbeträchtliche Zugfestigkeit besitzen. Daher sehen wir auch seine Oberflächenpartien anders gebaut als seine tiefen. Erstere bestehen aus vorwiegend parallel zur Oberfläche abgeplatteten, langgestreckten, vielfach auch verästelten, kapsellosen Zellen, die in eine fibrilläre Grundsubstanz eingebettet sind. Die Fibrillen verlaufen ebenfalls in Lagen parallel zur Oberfläche und sind zu wenig scharf getrennten Lamellen vereinigt, die sich aber teilweise durch Schaben abziehen lassen.

An vielen Gelenkknorpeln ist diese fibrilläre Struktur, wie erwähnt, schon im frischen Zustande nachweisbar, an anderen werden die Fibrillen leicht durch Behandlung mit Kalium hypermanganicum, Kalk- oder Barytwasser, künstliche Verdauung usw. sichtbar gemacht.

An schwächer belasteten Gelenken z. B. den Fingergelenken des Menschen zeigt der Knorpel bis an die Oberfläche eine territoriale Gliederung oder es sind, wie bei kleinen Tieren auch diese oberflächlichen Lagen des Knorpels aus kugeligen, mit Kapseln umgebenen Zellen gebildet, weil das Ausmaß an elastischer Widerstandskraft, das diese Kapseln zu leisten vermögen, offenbar den mechanisch-funktionellen Anforderungen genügt. Bei den verhältnismäßig schweren Hühner- und Schwimmvögeln ist die Oberflächenschichte deutlich fibrillär gebaut (O. Van der Stricht).

In der Tiefe der stark belasteten Gelenkknorpel vom Menschen und von Säugetieren, wo vorwiegend nur mehr Druck zur Wirkung gelangt, kommt auch wieder eine territoriale Gliederung zustande, indem die Zellen sich abrunden, meist größere Gruppen bilden, um welche stark basophile Höfe (Hammars Mantelschicht) sichtbar sind,

während zwischen den Chondrinballen Züge faseriger Grundsubstanz ein Balkenwerk bilden, in dem die Fibrillen aber senkrecht oder radiär zur Oberfläche verlaufen.

Auch der anscheinend gleichmäßige Knorpel des Oberschenkelkopfes beim Frosch läßt in den tieferen Teilen eine deutliche territoriale Gliederung erkennen, wenn man Schnitte des in Alkohol, Formalin oder in einem Gemisch beider fixierten Knorpels in maximal verdünnter Thioninlösung oder Delafilds Hämatoxylingemisch färbt.

Doch geben beide Färbungen ein ganz verschiedenes Ergebnis: Im ersten Falle färben sich die Höfe stark, während die interterritoriale Substanz fast farblos bleibt (Fig. 173), im letzteren färbt sich die interterritoriale Substanz stark, während die Höfe fast farblos bleiben, die Kapseln sich aber wieder stark gefärbt zeigen (Fig. 174).

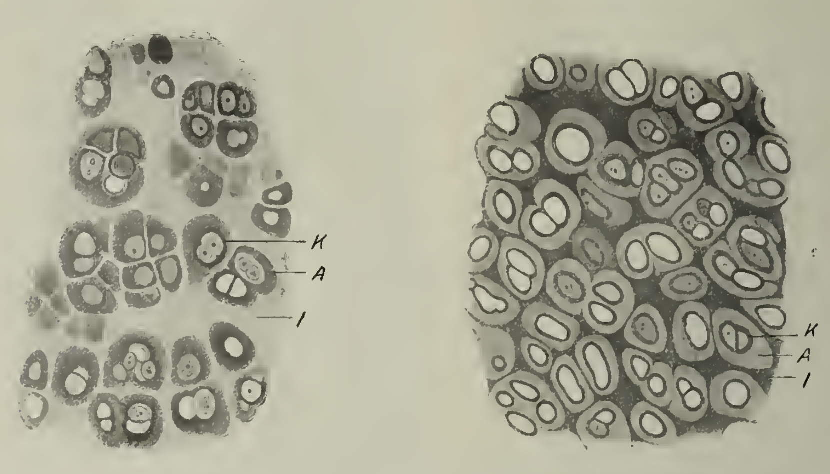


Fig. 173. Hyalinknorpel. Oberschenkelkopf. Frosch. Formalin, stark verdünntes Thionin. *A* äußerer Zellhof; *I* Interterritorialsubstanz; *K* Kapsel (bzw. innerer Zellhof). V. 110.
Fig. 174. Dasselbe Objekt in stark verdünntem Hämatoxylin nach Delafield gefärbt.

Der chemische Aufbau des Hyalinknorpels.

Vor allem ist der hohe Wassergehalt hervorzuheben; frischer Rippenknorpel vom Menschen enthält durchschnittlich 67,76% Wasser; beim 14tägigen Kalb 78,31%, beim 10 Wochen alten 75,24%. Gelenkknorpel vom Kalb enthält 76% Wasser und nur 1,58% Aschenbestandteile. Nasenscheidewandknorpel vom Schwein hat 77,89%, vom Kalb 85,87% Wasser. Bei Meerfischen kann der Wassergehalt auf 92,78% steigen (bei Scymnus borealis nach v. Bunge).

Daher schrumpfen Hyalinknorpel in wasserentziehenden Mitteln (absol. Alkohol, Äther, Sproncks Gemisch) sehr stark und werden dabei durchscheinend und hart wie beim Trocknen.

Auffallend ist weiter der hohe Gehalt an NaCl, der den des Blutes weit übertrifft und im Nasenscheidewandknorpel vom Schwein 0,83% beträgt.

In kochendem Wasser löst sich der Knorpel zu einer stark opaleszierenden Masse, die nicht so stark gelatiniert wie Bindegewebsleim, auch von Gerbsäure nicht gefällt wird und sich gegen Metallsalze anders verhält als Glutin [1]). Man hat diesen Körper als Chondrin bezeichnet und zunächst für einen einheitlichen gehalten (Joh. Müller).

Durch tagelange Behandlung des Knorpels mit verdünnter Salzsäure und nachfolgendem Kochen in Wasser erhält man eine gut gelatinierende Leimlösung, die auch durch Gerbsäure gefällt wird, sich aber noch immer durch höheren S- und geringeren N-Gehalt vom echten Glutin unterscheidet und daher als Glutein (Sadikoff)

1) Sie wird von Kupfersulfat und Bleiazetat gefällt.

bezeichnet worden ist. Auch die durch die Salzsäure gefällten Körper sind nicht einfache Muzine (Morochowetz), sondern muzinartige Körper, Mukoide, die speziell als Chondromukoid bezeichnet wurden (Mörner). Es soll aus einer Verbindung von Chondroitsäure mit eiweißartigen Stoffen bestehen. Diese Säure wurde später als Chondroitinschwefelsäure bezeichnet (Schmiedeberg); sie ist charakteristisch für den Knorpel, nur locker an verschiedene eiweißartige Körper gebunden, verleiht dem Knorpel seine saure Reaktion und auffällige Basophilie. Sie ist unlöslich in destilliertem Wasser, nicht diffusibel, wird dagegen durch verdünntes Alkali entfernt. Dadurch verliert der Knorpel seine Basophilie. Dasselbe geschieht auch durch langes Liegen in wasserhaltigen Konservierungsflüssigkeiten (verdünntem Alkohol, Müllers Flüssigkeit, Formalin usw.), weshalb solche Knorpel sich färberisch ganz anders verhalten als gut fixierte.

Der Paarling der Chondroitinschwefelsäure, das Chondroitin, ist ein in Wasser löslicher, N-haltiger Kohlehydratabkömmling. Es liefert durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren das weniger hoch zusammengesetzte, reduzierende Chondrosin. Dieses ist wieder durch Behandlung mit Barytwasser spaltbar in ein nicht näher gekanntes Kohlehydrat und eine Oxyaminosäure.

Unter den Eiweißkörpern ist das nur im Knorpel Erwachsener vorkommende Albumoid hervorzuheben, welches durch seine Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien an Elastin oder Keratin erinnert. Es unterscheidet sich aber von ersterem durch seinen Schwefelgehalt, von letzterem durch seine Löslichkeit in saurem Magensaft.

Die Chondromukoide sind löslich in Trypsin und saurem Pepsin und bilden hauptsächlich die Kittsubstanz zwischen den kollagenen Fibrillen und den unmittelbar die Zellen umgebenden Schichten. Diese Kittsubstanz besitzt eine zähweiche Konsistenz und ist, wie verschiedene Beobachtungen lehren, nicht nur für flüssige Stoffe, sondern auch für feinste Körnchen (Zinnober, Indigokarmin) durchgängig.

Man hat sich bemüht, die verschiedenen chemischen Bestandteile auch durch Färbung in der Grundsubstanz nachzuweisen und zu lokalisieren.

Die Chondroitinschwefelsäure steht zur Struktur wahrscheinlich in keiner Beziehung, indem sie sich in der ganzen Grundsubstanz, teils locker gebunden, teils frei findet. Zu ihrem Nachweis bedient man sich des mit Salzsäure versetzen, rektifizierten Methylenblau. Dagegen scheinen die Kapseln und inneren Zellhöfe, welche die stärkste Basophilie aufweisen, wie erwähnt, vorwiegend der Sitz der schleimhaltigen, leicht löslichen Bestandteile (Chondromukoide), die äußeren Zellhöfe der des schwer löslichen Albumoids und die interterritoriale Substanz sowie die Appositionszone der Sitz des Kollagens zu sein.

Eine häufige und weit verbreitete Erscheinung im Hyalinknorpel ist das Auftreten von Kalksalzen in der Grundsubstanz.

Regelmäßig tritt die Verkalkung im fetalen Knorpel vor der Verknöcherung auf, weiter in den oberflächlichen Schichten der Knorpel bei den Selachiern und Ganoiden; aber auch in Gelenkknorpeln; nahe der Knochengrenze verkalkt eine schmale Zone. Endlich werden Kalksalze in alternden Knorpeln (Kehlkopf-, Tracheal-, Rippenknorpel) abgelagert, worauf dann in vielen Fällen ebenfalls Verknöcherung folgt.

Es handelt sich meist um kohlensauren Kalk, der in Form feinster, stark glänzender Körnchen in der Grundsubstanz auftritt, die zu gröberen Klumpen und Brocken zusammenfließen.

In verkalkenden Knorpeln kommt es fast regelmäßig zur Entwicklung von Blutgefäßen, die meist sekundär aus dem Perichondrium einwachsen, manchmal aber auch im unverkalkten Knorpel, z. B. im Nasenscheidewandknorpel beim Ochsen (Kölliker) im Zungenknorpel der jungen Gans (Leydig), beobachtet werden. Eine solche Vaskularisierung geht jedesmal der Verknöcherung eines Knorpels vorher.

Im großen und ganzen muß das Knorpelgewebe aber als ein gefäßloses oder sehr gefäßarmes bezeichnet werden, weshalb die Frage nach der Ernährung der Knorpelzellen von jeher große Schwierigkeiten geboten hat. Heute kann kein Zweifel dar-

über sein, daß diese Ernährung auf dem Wege der weichen Kittsubstanz zwischen den kollagenen Fibrillen durch Osmose, in der Nähe von Gefäßen vielleicht auch durch Transsudationsdruck erfolgt.

Diese Ernährungsbahnen laufen in letzter Linie auf die Zellen als Mittelpunkte zu; daher kann man um diese unter Umständen radiäre Strukturen (Porenkanäle) wahrnehmen. Diese Ernährungsbahnen können daher auch keine feststehenden, etwa in dem Sinne vorgebildete sein, wie das Kanälchennetz im Knochengewebe; sie sind veränderlich und abhängig von der Menge der Kittsubstanz, der Differenzierung leichter und schwerer imbibierbarer Systeme, von den jeweiligen Druck- und Spannungsverhältnissen und von der Anordnung der Fibrillen.

Daß aber eine solche Durchdringbarkeit der Kittsubstanz für gelöste Stoffe, ja selbst für kleinste körperliche Teilchen vorhanden ist, konnte auch experimentell erwiesen werden. So ist es J. Arnold gelungen, nach Injektion von indigschwefelsaurem Natron ins Blut Ausscheidungen der Farbe innerhalb der Knorpelkapseln und -höfe in radiärer Anordnung, sowie in der interterritorialen Substanz in Form feiner, interfibrillärer Streifen, Netze oder Punktreihen zu sehen, die er allerdings auf feinste Spalten bezog. Aber auch die Wanderung von Zinnoberkörnchen durch die Grundsubstanz und deren Eindringen in die Knorpelhöhlen (Reitz, Hénoque u. a.), die Ablagerung von harnsauren Salzen bei Arthritis uratica, welche büschel- oder radienförmig um die Zellen angeordnet erscheinen und andere pathologische Erfahrungen (Färbung der Grundsubstanz bei Argyrie) sprechen dafür.

Wenn aber alle diese natürlichen und künstlichen Experimente teils schwer gelingen, teils nur unvollkommene Bilder der Saftbahnen geben, so spricht dies dafür, daß es sich in der Knorpelgrundsubstanz nicht um eine leichte und reichliche Verbreitung des Ernährungssaftes in einem abgegrenzten Röhrensystem handelt, sondern daß die zähweiche Kittsubstanz, je nach ihrer Beschaffenheit und dem Drucke, unter dem sie sich im unversehrten Knorpel befindet, die Verbreitung des Saftstromes zu einer langsamen und trägen gestaltet. Dafür sprechen auch die reichlichen kataplastischen Erscheinungen im Inneren massiger Knorpel. Demnach hat man sich früher viel um den Nachweis eines sog. Saftkanalsystems im Knorpel bemüht, und diese Frage, die unsere Fortschritte in der Erkenntnis mehr gehemmt als gefördert hat, nimmt einen ungebührlich großen Raum in der Literatur ein.

Ausgehend von den Verhältnissen im sog. Kephalopodenknorpel, in dem verästelte, anastomosierende Zellen — wenn auch lange nicht überall und in dem von manchen Autoren geglaubten Ausmaße — vorkommen, hat man auch im Knorpelgewebe der Säugetiere und des Menschen die Zellen durch protoplasmatische Fortsätze verbunden geglaubt. So sollte ein protoplasmatisches Netz die Grundsubstanz durchziehen und für die Zufuhr der Ernährungsflüssigkeit sorgen.

Nachdem sich aber bei genauer Untersuchung die Mehrzahl der Knorpelzellen als fortsatzlose Gebilde erwiesen hatte, suchte man eigentümliche, radiär auf die Zellen zulaufende Streifungen, welche sich bei verschiedener Behandlung des hyalinen Knorpels in der Grundsubstanz hervorrufen lassen, als vorgebildete Kanälchen zu deuten, durch welche die Zellhöhlen verbunden sein sollen, wie die Knochenlakunen durch ihre Kanälchen.

Endlich wurden von einer Anzahl von Autoren vereinzelte oder bündelweise angeordnete »Fibrillen« oder »Fasern« in der Grundsubstanz beschrieben, welche bald ein dichteres, bald ein spärliches Netzwerk bilden, welches die Knorpelzellen in seinen Knotenpunkten einschließt, stellenweise aber auch ohne Beziehungen zu diesen ist. Diese Fasern und Netzwerke sind stärker lichtbrechend und verhalten sich auch Färbungen gegenüber nicht selten anders als die übrige Grundsubstanz. Sie sollten wie ein Dochtwerk den Ernährungsstrom durch den Knorpel leiten.

Alle diese Bildungen haben sich als Schein- oder Pseudostrukturen erwiesen, welche durch verschiedene, besonders wasserentziehende Mittel (Alkohol, Glyzerin, stärkere Chromsäurelösungen), aber auch durch Formalin, Osmiumsäure u. a. im Hyalinknorpel hervorgerufen werden. Absoluter Alkohol bewirkt am normalen Gelenkknorpel schon makroskopisch wahrnehmbare Veränderungen durch ungleiche Schrumpfung,

indem geschrumpfte, durchsichtige und ungeschrumpfte, opake Teile (Glas- und Porzellanknorpel, Solger) sich scheiden. Mikroskopisch treten aber durch Verschiebungen und Stauchungen der kollagenen Fibrillen in ihrer Kittsubstanz Änderungen in ihren natürlichen Spannungsverhältnissen, Wellenbiegungen und Faltenbildungen auf, welche auch »geänderte Lichtbrechungsverhältnisse« auf rein physikalische Weise bedingen, indem die dem Beobachter zugewendeten Faltenscheitel stärker lichtbrechend wirken. Zum Beweise der Richtigkeit dieser Erklärung verlaufen die »Fasern« und »Bänder« stets senkrecht zur nachweisbaren Anordnung der kollagenen Fibrillen (Fig. 175).

Aber auch mit diesen gleichgerichtete Scheinstrukturen können durch Verdichtung oder Schrumpfung reichlicher Kittsubstanz entstehen.

2. Der Netz- oder elastische Knorpel erscheint im frischen Zustande gelblich, undurchsichtig durch reichliches Vorhandensein von elastischer Substanz in Form feinerer oder gröberer Fasern in der Grundsubstanz (Fig. 176).



Fig. 175. Aus einem Längsschnitt durch die Zwischenwirbelknorpelscheibe vom Neugeborenen. Müllers Fl. Phloroglucin-HCl. Pseudofasern (*PS*) senkrecht zum Verlauf der Fibrillen in den Lamellen (*B*); *Z* Zellen. V. 110.

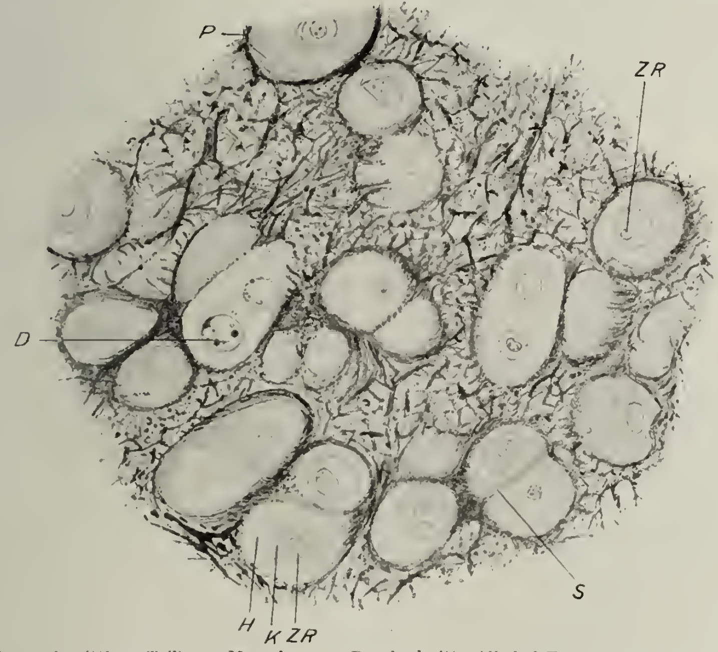


Fig. 176. Ohrknorpel (mittlerer Teil) vom Menschen, am Durchschnitt. Alkohol-Formalin. Saures Orceïn, mit alkalischem Alkohol differenziert. *D* degenerierende Zelle mit basophilen Tropfen; *H* hyaliner äußerer Zellhof; *K* basophiler innerer Zellhof und Kapsel; *P* elastisches Fasernetz im Profil an der Oberfläche der Höfe; *S* hyaline Scheidewand; *ZR* Zellrest. V. 380.

Er besitzt, wie der Hyalinknorpel, rundliche Zellhöhlen, die von typischen, leicht schrumpfenden Knorpelzellen ausgefüllt werden. Er entwickelt sich ursprünglich aus hyaliner Anlage, indem an der Oberfläche der Zellen elastische Fäserchen und Netze auftreten, die dann als netzartige Verbindungen die ganze Grundsubstanz durchsetzen.

Sekundär können dann wieder hyaline Höfe um die Zellen auftreten, die dann abermals durch elastische Faserkörbe von den Zellen abgedrängt werden, so daß hier dieselben Zellen wiederholt den Charakter ihrer bildenden Tätigkeit ändern.

Die elastischen Knorpel wachsen, wie die hyalinen, teils durch Intussuszeption, teils durch Apposition; auch werden in ihnen ganze Zellen in Grundsubstanz umgewandelt (Fig. 176, *D*, *ZR*). Die jeweils jüngste Appositionszone zeigt stets mehr hyalinen Charakter (Fig. 177).

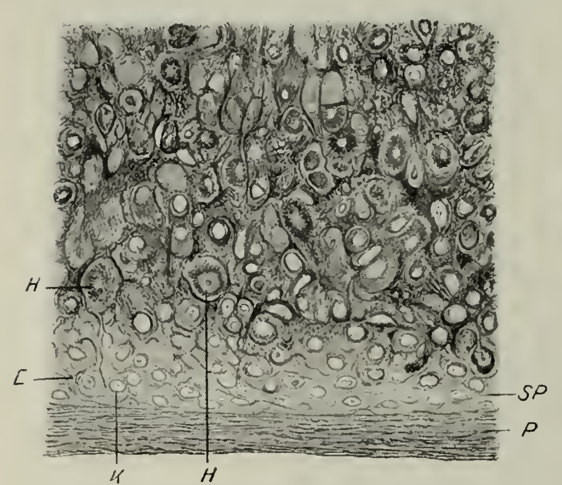


Fig. 177. Elastischer Knorpel. Epiglottis einer Hingerichteten. Formalin. Linguale Oberfläche im Längsschnitt. Saures Orceïn. *P* Perichondrium mit elastischen Fasern; *SP* hypoperichondrale, hyaline Schicht; *K* Knorpelkapsel; *E* elastische Fasern; *H* Zellhöfe mit radiär angeordneter, gefärbter Substanz. V. 110.



Fig. 178. Elastischer Knorpel mit vorwiegend interterritorialer Anordnung der elastischen Substanz. Epiglottis vom Pferd. (Alkohol.) Maximal verdünntes Thionin; in Wasser gezeichnet. Elastisches Gewebe farblos. *K* Knorpelkapsel; *H* Zellhof; *I* interterritoriale Substanz; *E* elastische Netze. V. 380.

Im Gegensatz zum hyalinen Knorpel verkalken elastische niemals. Sie finden sich in der Epiglottis, im Processus vocalis des Gießbeckenknorpels, in den Wrisbergschen und Santorinischen Knorpeln, im Knorpel des äußeren Ohres, des äußeren Gehörganges, zum Teil in der Ohrtrompete und in den kleinsten Bronchien.

Je nach Art der Verteilung und Masse der elastischen Substanz können die elastischen Knorpel ein sehr verschiedenes Aussehen bieten.

Während in manchen nur zarte elastische Fasern hauptsächlich senkrecht zwischen den perichondralen Überzügen verlaufen (Ohrknorpel des Kaninchens), finden sich in anderen dichte Fasernetze, die sich bis zur Bildung durchbrochener, membranartiger Ausbreitungen verdichten können, in der interterritorialen Substanz zwischen mächtigen hyalinen Höfen (Fig. 178). Im Profil gesehen umschließen diese Fasernetze die Höfe wie Kapseln (Fig. 176) und trennen sie von den reichlich entwickelten Netzen in der interterritorialen Substanz.

Im Knorpel der Tuba Eustachii finden sich neben sternförmigen Gruppen elasti-

scher Substanz auch eigentümliche, von ihnen ausgehende, fibrilläre Zerklüftungen der Grundsubstanz.

In der Epiglottis des Rindes bildet die elastische Substanz ein sparriges Gerüst aus dicken, oft knotigen Balken, neben denen auch reichlich isolierte, eckige Körner oder feinere Kügelchen vorkommen (Fig. 179).

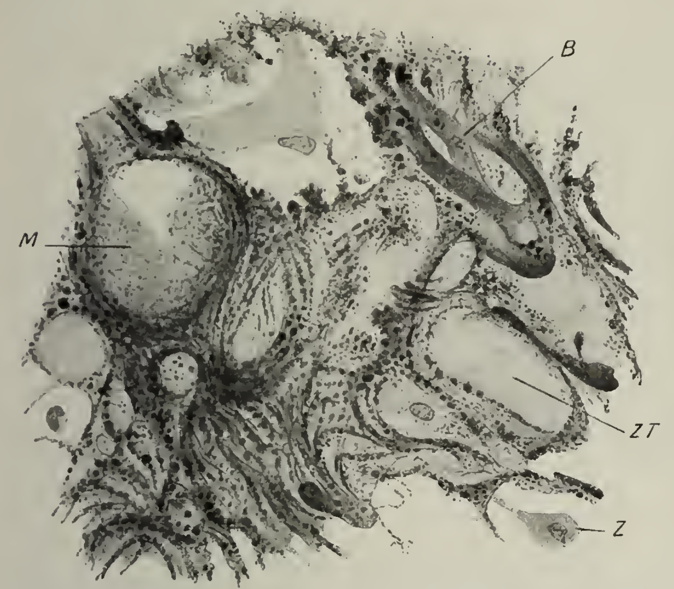


Fig. 179. Elastischer Knorpel mit reichlicher elastischer Substanz in Form von Körnern. Epiglottis. Rind. Alkohol-Formalin, saures Orceïn, alkalischer Alkohol. *B* dicke verästelte Balken elastischer Substanz; *ZT* Zellterritorium; *M* membranartige Umhüllung von der Fläche; *Z* Zelle. V. 500.

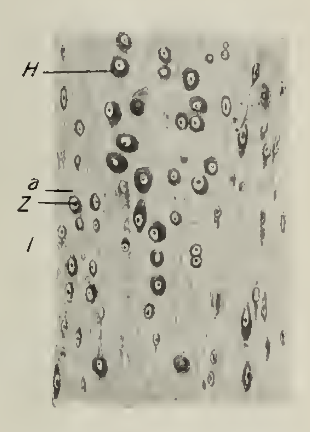


Fig. 180. Bindegewebsknorpel. Frontalschnitt durch den Symphysenfugenknorpel eines 15jährigen. Zenkers Fl. Delaf. H., E. *I* der Fuge zugewendete Oberfläche; *Z* Zelle; *H* basophiler Hof; *a* Fortsetzung dieses zwischen die Faserbündel. V. 110.

Endlich können mehr gleichmäßig die ganze Grundsubstanz durchsetzende Netzfaserbildungen auftreten.

Allerdings darf nicht alles, was sich mit den spezifischen Elastinfarbstoffen im elastischen Knorpel färbt, auf elastische Substanz bezogen werden; besonders finden sich um viele Zellen radiär die Kapseln oder Höfe durchsetzende, gleichlange Fäserchen oder Streifen, oft in dicht gedrängter Anordnung, die sich wie elastische Substanz färben (Fig. 177, *H*), der Entfärbung mit alkalischem Alkohol aber nicht standhalten, daher nicht elastischer, sondern wahrscheinlich chondromukoider Natur sind. Vielleicht hängen sie auch mit den oben (S. 148) besprochenen Ernährungsbahnen und Zellen zusammen.

3. Der Bindegewebs- oder Faserknorpel besitzt schon im frischen Zustande ein faseriges, sehnenartiges Aussehen durch Einlagerung reichlicher Massen leimgebender Fibrillen, zwischen denen die Knorpelsubstanz in Form von vereinzelten Inseln oder Höfen eingesprengt ist. Es handelt sich hier also eigentlich nicht um eine selbständige Gewebeform, sondern mehr um ein Gemisch von derbfaserigem Bindegewebe und Knorpel, manchmal auch chondroidem Gewebe. Hierher gehören viele sog. se-

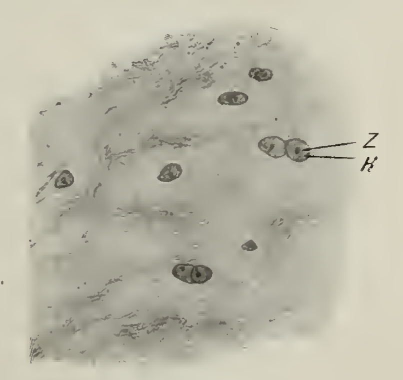


Fig. 181. Bindegewebsknorpel. Mittlerer Teil der Zwischenwirbelbandscheibe einer 28jährigen Frau. Alkohol-Formalin. Maximal verdünntes Thionin; in H_2O gezeichnet. *Z* Zelle; *H* basophiler Hof. V. 101.

kundäre Knorpelbildungen; weiter manche Zwischengelenkknorpel (Sternoclavicular-, Rippen- und Unterkiefergelenk), Labra glenoidea, Verbindungen der Knochen durch Symphyse (Fig. 180), der aufgefaserte Teil der Zwischenwirbelbänder (Fig. 181).

Letztere zeigen einen sehr verwickelten Aufbau. Die Enden der Wirbel sind von einer Lage echten Hyalinknorpels bedeckt, welche allmählich in das fibröse Gewebe des Faserknorpels übergeht. Auch die äußeren Teile der Zwischenwirbelbandscheiben bestehen aus echtem fibrösem Gewebe mit platten Sehnenzellen. Weiter nach innen nehmen diese mehr den Charakter blasiger Stütz- oder echter Knorpelzellen an. Zu innerst endlich findet sich das Mischgewebe des Nucleus pulposus (S. 185 u. f.).

Das Vorkommen des Faserknorpels an Stellen, wo neben besonderem Druck auch seitliche Verschiebungen zur Wirkung kommen, wie gerade in den Zwischenwirbelbändern beim Menschen und in der Symphyse, sowie die Entwicklung mancher dieser Knorpel legen die Annahme nahe, daß das Auftreten der faserigen Substanz als eine Art kataplastischer Erscheinung im ursprünglich hyalinen Knorpel zu betrachten ist, wofür auch der Übergang spricht. Hierher gehören auch die faserigen Oberflächenschichten im Gelenkknorpel der Hühnervögel.

Das Knochengewebe.

Auch das Knochengewebe ist hauptsächlich durch seine physikalischen und chemischen Eigenschaften ausgezeichnet. Es ist nächst dem Zahnbein die härteste Stützsubstanz und wird nur vom Zahnschmelz, einer epithelialen Kutikularbildung, an Härte übertroffen.

Diese Härte verleiht ihm eine hohe Widerstandsfestigkeit gegen Druck, Zug und Biegung; die Druckfestigkeit beträgt 15 kg, die Zugfestigkeit 10 kg auf den Quadratmillimeter kompakten Knochens. Daneben besitzt es aber auch eine gewisse Elastizität.

Diese physikalischen Eigenschaften sind in der innigen Mischung einer organischen, vorwiegend fibrösen Grundlage und anorganischer Substanz, hauptsächlich verschiedener Kalksalze, begründet; sie ist eine so vollständige, daß durch die Entfernung eines dieser Bestandteile die äußere Form eines Knochens kaum merklich verändert wird.

Zerstört man die organische Grundlage durch Glühen (Kalzinieren), so wird der Knochen brüchig und zerreiblich, bewahrt aber seine Form. Entzieht man ihm durch Behandlung mit Säuren die organische Substanz, so erhält man, abermals unter Wahrung der äußeren Form, eine biegsame, knorpelähnliche Masse, die man als Knochenknorpel (Osseïn) bezeichnet hat. Entkalkt man ohne besondere Vorsicht, so nimmt der Knochen ein durchscheinendes, hyalines Aussehen an infolge von Quellung der fibrösen, leimgebenden Grundlage. Vermeidet man die Quellung, dann behält er ein weißes, seidenartig glänzendes Aussehen.

Knochengewebe tritt im Laufe der ontogenetischen Entwicklung vielfach an Stelle von Knorpelgewebe und bildet als knöchernes Skelett die Stütze des Körpers. Daher zeigt das Knochengewebe vielfach räumliche Übergänge in Knorpelgewebe, die aber nicht als genetische aufgefaßt werden dürfen. Verkalkter Knorpel, welcher sich auch in seinen physikalischen Eigenschaften ähnlich dem Knochengewebe verhält, kann zeitlebens Skeletteile bilden (Knorpelfische), muß aber strenge von Knochen unterschieden werden. Die alte Anschauung, daß Knorpelgewebe durch Verkalkung zu Knochengewebe werden kann, ist lange und endgültig als irrig erkannt worden.

Morphologisch besteht das Knochengewebe, ähnlich wie das Knorpelgewebe, aus Grundsubstanz und Zellen (Fig. 182); diese sind im Gegensatz zum Knorpelgewebe verästelt und anastomosieren vielfach untereinander. Sie liegen in Lücken, den sog. Knochenlakunen, welche unter sich durch feinste, ebenfalls verästelte Röhrchen, die Knochenkanälchen (canaliculi), verbunden sind.

Die Grundsubstanz ist aus leimgebenden Fibrillen und Bündelchen von solchen aufgebaut, die eine verschiedene Anordnung zeigen können, nach der man drei

Hauptarten des Knochengewebes: 1. das lamelläre, 2. das parallelfaserige und 3. das geflechtartige unterscheidet. Unter sich werden die Fibrillen durch eine starre, die Kalksalze enthaltende Kittsubstanz innig verbunden.

Die einfachste Form des Knochengewebes, die nur aus Zellen und Interzellularsubstanz besteht, bildet ausschließlich zarte, dünne Knochenplättchen [Siebbeinlabyrinth (Fig. 182), Lamina papyracea] oder Überzüge sehr kleiner Knochen, wie z. B. der Gehörknöchelchen. Meist tritt es in größeren Massen auf und wird dann von reichlichen Blutgefäßen durchsetzt (festes, kompaktes Knochengewebe) oder es bildet ein schwammartiges Gerüstwerk aus dünnen Bälkchen, Plättchen, Röhrchen, Fasern usw., dessen Zwischenräume von Weichteilen erfüllt sind (spongiöses Knochengewebe). Beide Formen sind lediglich der makroskopische Ausdruck einer verschiedenen Anordnungsweise des Gewebes und gehen vielfach räumlich und genetisch ineinander über. Während die Diaphysen der langen Röhrenknochen vorwiegend aus kompakter, die der kurzen Knochen, wie die der Hand- und Fußwurzel, überwiegend aus spongiöser Knochensubstanz bestehen, halten sich beide Erscheinungsformen in den platten Schädelknochen so ziemlich das Gleichgewicht.

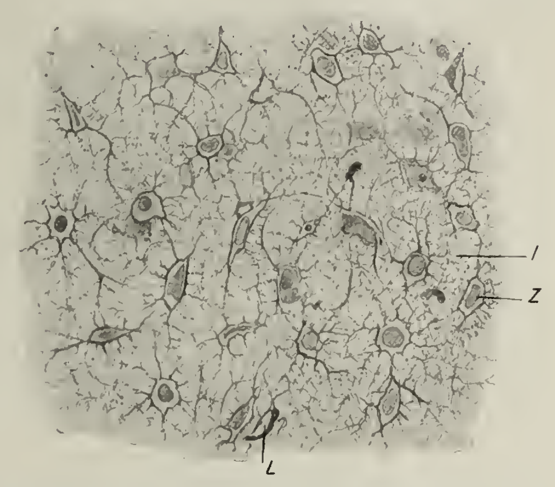


Fig. 182. Von einem frischen, dünnen Knochenplättchen aus dem Siebbeinlabyrinth der weißen Maus. Färbung in stark verdünntem Thionin. *I* von Kanälchen, die teils im optischen Querschnitt zu sehen sind, durchzogene Interzellularsubstanz; *L* Luft, in eine Lakune eingedrungen; *Z* Osteozyten. V. 500.

Der Knochen als Organ wird an seinen freien Oberflächen, mit Ausnahme jener, die überknorpelt sind oder an denen Sehnen einstrahlen, von einer derbfaserigen, geflechtartigen Haut, dem Periost, bald lose, bald fest und innig umschlossen. Es enthält reichlich Zellen, Blutgefäße und Nerven und ist für das Wachstum und die Regeneration des Knochens von derselben Bedeutung, wie das Perichondrium für den Knorpel. Letzteres geht vielfach, räumlich und genetisch, in ersteres über. Ein anderer wichtiger Weichteil, der am Aufbau des Knochens als Organ beteiligt ist, ist das Knochenmark.

Während beim Menschen, unabhängig vom Skelett, Knochengewebe sich nur in den Sesambeinen, als Alterserscheinung in den Knorpeln des Kehlkopfes und der Trachea und pathologischerweise in den verschiedensten Weichteilen (Muskeln, Haut, Lunge, Pleura, Perikard, Chorioidea, Dura mater, Ovarium [Corpus luteum und albicans] usw.) findet, ist bei den Säugern und niederen Wirbeltieren Knochengewebe an vielen anderen Orten nachzuweisen; so im Herzen bei Wiederkäuern und Dickhäutern, im Zwerchfell bei den Tylopoden (Kamel, Lama) und beim Igel; in der äußeren Nase als Rüsselknochen (Schwein, Maulwurf), im männlichen Glied als Penisknochen (Raubtiere, Nager, Fledermäuse, Affen). Bei den Vögeln sind die verknöcherten Sehnen, der Sklerotikalring, die Verknöcherungen des Kehlkopfes, der Trachea und der Bronchien hierher zu rechnen. Auch in der Haut erscheinen ausnahmsweise bei Säugern (Gürteltier), häufig bei Reptilien und Ichthyopsiden, Knochenbildungen eingelagert.

Als besondere Form des Knochengewebes müssen hier noch der zellenlose Knochen (osteoide Substanz, Kölliker) vieler Knochenfische und das Osteodentin Erwähnung finden. In diesem kommen neben Lakunen auch Röhrchen mit kurzen Seitenästen vor. Endlich können letztere allein die verkalkte Grundsubstanz durchsetzen; das Gewebe bietet dann die größte Ähnlichkeit mit Zahnbein, das ja auch als eine Abart des Knochengewebes betrachtet werden kann.

Der feinere Bau des Knochengewebes.

Die Knochenzellen (Osteozyten) sind protoplasmatische, membranlose Gebilde mit mehr oder minder entwickelten Ausläufern und einem Kern. Ihre Form und Größe hängt von der Art und dem Alter des untersuchten Knochengewebes ab. Die Zellen embryonalen Knochens oder eben erst in Grundsubstanz eingeschlossene, jugendliche Knochenzellen sind stets größer, protoplasmareicher als die entsprechend älterer Knochenpartien.

Auch zeigen sie ausgesprochener eine grobzackige Gestalt, während in den Lakunen älterer Knochenpartien oft nur spindelförmige oder abgeplattete, anscheinend glattrandige, kernhaltige, nicht selten verfettete Gebilde beobachtet werden. An diesen sind zum Teil trotzdem längere und ungemein zarte Protoplasmaausläufer, die mit denen benachbarter Zellen in Verbindung treten können, nachzuweisen (an durch Kochen mit starker Kalilauge isolierten oder in situ, besonders mit stark verdünntem Thionin gefärbten Zellen), zum Teil gelingt ein solcher Nachweis nicht. Man muß annehmen, daß in vielen Kanälchen des fertigen Knochens die zarten Zellfortsätze zugrunde gehen, nachdem sie ihre Funktion, die Kanälchen zu bilden, erfüllt haben. Nach der Ansicht mancher Forscher (Broesicke) gehen auch die Zellkörper vielfach zugrunde. Als Inhalt der Lakunen wurden auch gasförmige Körper (Luft, Kohlensäure) angegeben, doch ist davon an frisch, in indifferenten Zusatzflüssigkeiten untersuchten Knochenplättchen nichts zu sehen. Die Gasfüllung der Lakunen tritt aber bei Zusatz verschiedener Flüssigkeiten, besonders saurer (Glyzerin, Terpentin, Alaunlösung) bald auf.

Viel früher als die eigentlichen Knochenzellen hat man die Lakunen und ihre Ausläufer im Knochengewebe erkannt (Purkinje[1]) und Dentsch, 1834).

Sie sind als mikroskopisch kleine Lücken in der harten Grundsubstanz ausgespart und anastomosieren durch ihre zahlreichen Ausläufer in der Regel miteinander; ein Teil dieser Ausläufer endigt, ohne Verbindungen einzugehen, blind. So ist die verkalkte Grundsubstanz von einem dichten Lücken- und Kanälchensystem durchsetzt, welches mit dem gröberen, meist makroskopischen Röhrensystem der Gefäßkanäle und durch dieses mit der Markhöhle, wo eine solche vorhanden ist, zusammenhängt.

An trockenen Schliffen mazerierter Knochen sind die Lakunen und ihre Ausläufer mit Luft erfüllt, erscheinen daher im durchfallenden Lichte schwarz, im auffallenden weiß. Daher hat man sie mit Kalk erfüllt geglaubt (J. Müller, 1836) und als Knochenkörperchen oder -zellen, Corpusculi chalicophori, bezeichnet. Daß sie Hohlräume darstellen, wurde wohl zuerst von Bruns (1841) und besonders durch die Injektionsversuche J. Gerlachs (1848) bewiesen.

An solchen luftgefüllten Schliffen, besonders, wenn sie in harten Kanadabalsam eingeschlossen wurden (Krukenberg) oder an künstlich mit Farbstoffen (Anilinblau, Ranvier; Fuchsin, Zimmermann, Ruprecht) erfüllten, kann man Form und Größenverhältnisse der Lakunen und Canaliculi gut erkennen.

Die regelmäßigste Form besitzen sie im lamellären Knochen der Säugetiere. Hier stellen sie Höhlungen von der Gestalt eines Pflaumen- oder Mandelkernes dar (Fig. 183), besitzen demnach einen langen, mittleren und kurzen Durchmesser, die aufeinander senkrecht stehen und werden durch jede Hauptebene in zwei symmetrische Hälften geteilt. Mit ihrem langen Durchmesser sind sie dem Zuge der Fibrillen oder dem Verlaufe der von Lamellen konzentrisch umgebenen Gefäßkanäle, der sog. Haversschen Kanäle, parallel gerichtet. Der mittlere Durchmesser liegt in der Ebene der Lamellen (Fig. 183, *A*), und der kurze steht senkrecht darauf (*B*).

---

1) Übliche Schreibweise; eigentlich Purkyně.

Die Maße dieser Durchmesser sind in derselben Reihenfolge 22—52 μ, 6—14 μ und 4—9 μ (Kölliker). Beim Frosch fand v. Ebner den langen Durchmesser bis zu 60 μ, den mittleren bis zu 12 μ. Niedere Wirbeltiere besitzen im allgemeinen größere Lakunen (nach Hassall stehen sie in geradem Verhältnisse zur Größe der roten Blutkörperchen), und diese zeigen bestimmte, für die verschiedenen Tierklassen charakteristische Schwankungen (Quekett).

Das Bild, welches die Lakunen in jeder der drei Hauptschnittebenen geben, ist besonders durch die Anordnung der abgehenden Kanälchen charakteristisch. Am Flachschnitte (Fig. 183, *A*) gehen diese an beiden Längsseiten gleichmäßig und nicht sehr zahlreich ab, um nach kürzerem oder längerem Verlaufe abgeschnitten zu endigen. Anastomosen sieht man nur spärlich. Stellt man hoch über der Lakune ein,

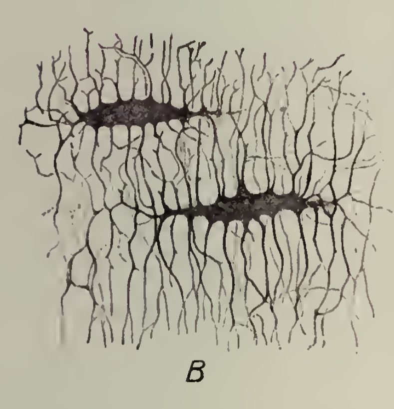




Fig. 183. Mit Fuchsin gefüllte Knochenlakunen und -kanälchen in den 3 Hauptansichten aus dem lamellären Knochen des Menschen. *A* von der Fläche; *a* Verbindungskanälchen; *b* von unten her einmündendes Kanälchen; *c* knapp neben der Lakune abgeschnittenes; *d* nach längerem Verlauf quergetroffenes Kanälchen; *B* Profilansicht; *C* Querschnittsbild; *K* Kittlinie; *G* nicht lamelläre Grundsubstanz, gegen welche die Kanälchen rückläufige Arkaden *A* bilden; *e* Querschnitt durch das Ende einer Lakune. V. 740.

so sieht man eine den Querschnitten der Kanälchen entsprechende Punktierung; bei Einstellung auf die untere Wand erscheinen die einmündenden Kanälchen als Löcher.

In der Profilansicht (*B*) gehen die Kanälchen von den beiden Langseiten viel zahlreicher, auf lange Strecken hin in welligem Verlauf, vielfach sich teilend und mit den benachbarten Lakunen anastomosierend, ab.

Am Querschnitt (*C*) endlich gehen die Kanälchen im allgemeinen fast radienförmig

nach allen Seiten ab; entsprechend den Breitseiten in parallelen Zügen zur Verbindung mit benachbarten Lakunen.

Man kann demnach aus der Form der Lakunen im lamellären Knochen stets bestimmen, ob man der Fläche nach, quer- oder längsgetroffene Lamellen vor sich hat.

Andere Gestalt zeigen die Lakunen in nicht lamellärem Knochengewebe, worüber später.

Die Grenzscheiden des Kanalsystems.

Die unmittelbare Begrenzungsschichte der Lakunen und ihrer Ausläufer ist chemisch und physikalisch verschieden von der eigentlichen Grundsubstanz und stellt eine kapsel- oder membranartige Umhüllung dieser Hohlräume dar. Sie besitzt insofern eine gewisse morphologische Selbständigkeit, als sie durch Behandlung entkalkter Knochenschnitte mit Säuren, Alkalien oder Verdauungsflüssigkeiten (Trypsin) isoliert werden kann. Man erhält so aus mazeriertem Knochen hohle, reich verästelte Gebilde, welche R. Virchow, dem diese Isolation zuerst gelungen ist, für die Knochenzellen gehalten hat.

Rouget (1858) und später übereinstimmend Neumann (1863) haben dann nachgewiesen, daß diese isolierten »Knochenkörperchen« oder Virchowschen Knochenzellen einen protoplasmatischen Zellkörper nebst einer besonderen Schicht der Grundsubstanz, die den ersteren und die Kanälchen kapselartig umschließt, darstellen.

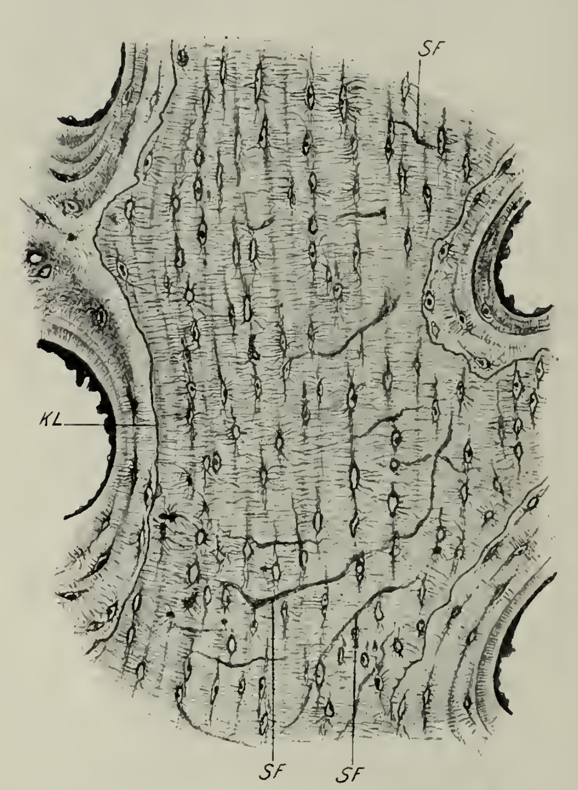


Fig. 184. Aus dem Querschnitt einer Fibula vom Menschen. Alkohol-Formalin, Delafields H. Deutlich gefärbte Grenzscheiden der Lakunen und Canaliculi, sowie Kittlinien *KL*. *SF* Sharpeysche Fasern, die Lamellen durchbohrend. V. 160.

Über die Natur dieser Rouget-Neumannschen Knochenkapseln, die heute als Grenzscheiden (Broesicke) bezeichnet werden, sind die verschiedensten Anschauungen vertreten worden. Man hat sie teils für verdichtete Grundsubstanz, teils für elastischer, ja sogar für hornartiger Natur gehalten, obwohl Hornbildungen in Geweben des mittleren Keimblattes nicht bekannt sind.

Wahrscheinlich handelt es sich um nicht fibrillär differenzierte, präkollagene Substanz, die im Laufe der Entwicklung chemische Veränderungen eingeht und so eine resistentere Auskleidung der Lakunen und Kanälchen darstellt, sich aber auch auf die Innenwand der Gefäßkanäle und Spongiosalücken als scheidenförmige Umhüllung fortsetzt.

An frisch in Formalin fixierten Knochenschnitten lassen sich diese Grenzscheiden stark mit Delafields Hämatoxylingemisch färben (Fig. 184).

Bau der Grundsubstanz.

1. Lamelläres Knochengewebe. Die leimgebenden Fibrillen der Grundsubstanz sind in der Zahl von etwa 6 bis 8 zu feinsten Bündelchen von 2—3 μ Durchmesser vereinigt, und diese wieder bilden blätterartige Lagen, die Lamellen, welche entweder, in sich selbst zurücklaufend, konzentrische Röhren um Gefäßkanäle oder auf kurze oder längere Strecken hin in meist leicht gekrümmten Flächen ausgebreitete Lagen von 4,5—11 μ Dicke darstellen.

Am Querschnitt durch einen mit Erhaltung der fibrillären Struktur entkalkten Röhrenknochen oder auch an dünnen, in heißem Kanadabalsam eingeschlossenen Querschliffen erhält man ein sehr charakteristisches Bild (Fig. 185). Die Hauptmasse bilden die konzentrisch um die vorwiegend quergetroffenen, weil parallel zur Längsachse des

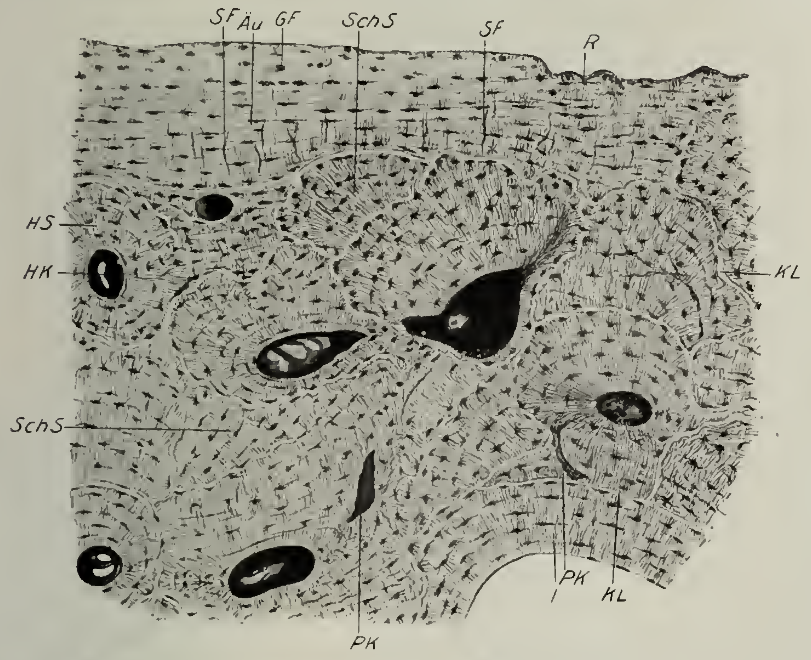


Fig. 185. Teil eines Querschliffes durch die ganze Dicke eines Metakarpalknochen. Mensch. Fuchsinfüllung; Einschluß in heißen Kanadabalsam. *Äu* äußere, *I* innere umfassende Lamellen; *HS* Haversches Lamellensystem; *SchS* Schaltlamellensystem; *GF* Geflechtartiger Knochen an der Oberfläche; *R* Resorption; *SF* Sharpeysche Fasern; *HK* Haversscher Kanal quer; *PK* durchbohrender Kanal; *KL* Kittlinie. V. 160.

Knochens verlaufenden Gefäßkanäle angeordneten Lamellen, die sog. Spezial- oder Haversschen Lamellen.

Jedes solche Lamellensystem grenzt sich durch eine buchtige, stärker glänzende Linie, deren Konvexitäten nach außen gerichtet sind, die sog. Kittlinie (v. Ebner), gegen die Nachbarschaft ab. Diese Kittlinien färben sich stark mit Hämatoxylin an frisch in Formalin fixierten Knochenschnitten (Fig. 184, *KL*). Von ihnen zu unterscheiden sind innerhalb der Haversschen Lamellensysteme konzentrisch mit dem Gefäßkanal verlaufende Linien von ähnlicher Beschaffenheit, die man als Ansatzlinien (Fig. 193, *A*) bezeichnet hat. Die Zwischenräume zwischen den Haversschen Systemen oder Säulen werden durch zwickelartige Schaltlamellensysteme (Fig. 185, *SchS*), die man sich als sektorenartige Reste von ersteren entstanden zu denken hat, ausgefüllt; diese Schaltlamellensysteme werden ebenfalls von mannigfach gerichteten Kitt-

linien begrenzt und zeigen einen für das einzelne System gleichsinnigen, in benachbarten Systemen überaus wechselnden Lamellenverlauf.

Spezial- und Schaltlamellen werden an der äußeren und inneren Oberfläche des Knochens von, oft auf lange Strecken hin ununterbrochen verlaufenden, sog. **äußeren und inneren umfassenden** oder **Generallamellen** überzogen[1]).

Am Längsschnitt oder -schliff (Fig. 186) sieht man die Haversschen Lamellen als parallele Züge die vorwiegend längs getroffenen Gefäßkanäle begleiten und nach außen durch längs verlaufende, buchtige Kittlinien, die aber hier nicht so deutlich hervortreten, abgegrenzt werden. Dort, wo die Gefäßkanäle aus der Schnittebene in eine andere Richtung abbiegen, wird auch der Verlauf der Lamellen gewöhnlich durch eine Kittlinie beendet. Während am Querschliff die Lakunen vorwiegend quer getroffen erscheinen, sieht man am

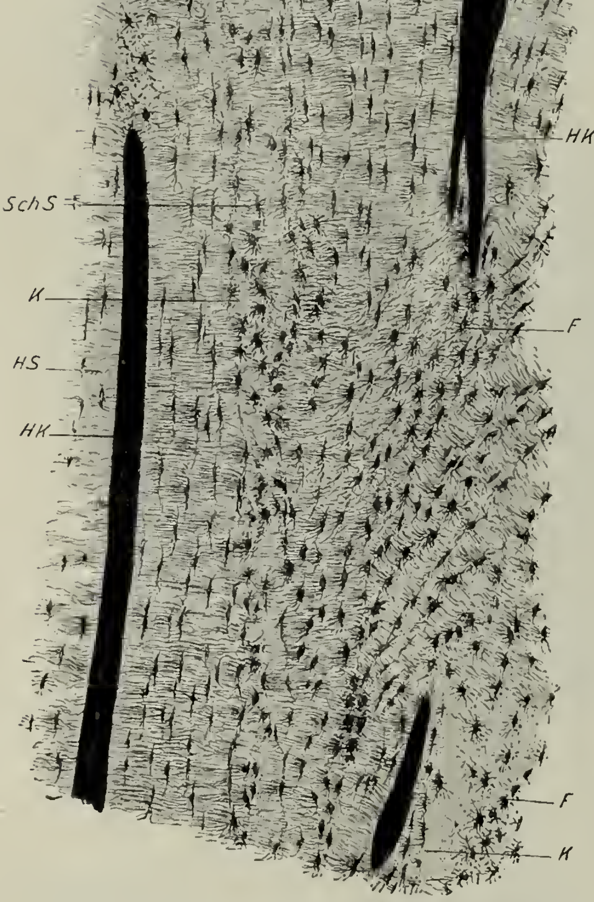


Fig. 186. Längsschliff aus der Ulna des Menschen. Behandelt wie Fig. 185. *HK* Haversscher Kanal längs; *HK'* Gabelung eines Gefäßkanals; *HS* Haverssches Lamellensystem; *K* Kittlinie; *F* Lamellen, der Fläche nach getroffen. V. 160.

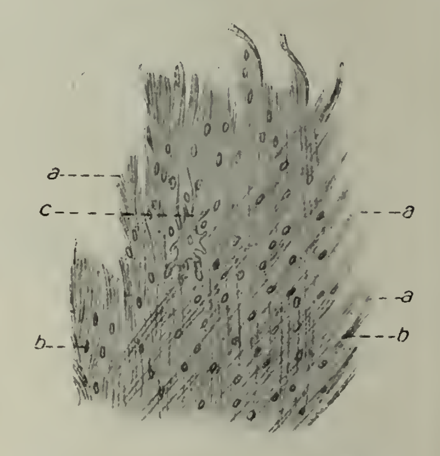


Fig. 187. Durch Schaben mit dem Messer isolierte Knochenlamellen mit schiefwinkelig sich überkreuzendem Faserverlauf. *a* Fibrillenbündel am Rißrand; *b* Canaliculi; *c* Lakune. V. 460 (v. Ebner).

Längsschliffe Profil- oder Flächenansichten, je nachdem die Lamellen radiär oder der Fläche nach getroffen sind. Oft deutet nur dieser Wechsel im Aussehen der Lakunen einen solchen im Verlauf der Lamellen an.

Die Fibrillenbündelchen verlaufen in den Lamellen nicht parallel, sondern verflechten sich durch Faseraustausch unter mehr oder minder spitzen Winkeln (Fig. 187),

1) v. Ebner bezeichnet die Schaltlamellen, Kölliker die umfassenden Lamellen auch als Grundlamellen.

so daß spitzere oder stumpfere, rhombische Maschen zwischen ihnen entstehen, durch welche die Knochenkanälchen hindurchtreten.

Außerdem treten auch aus einer Lamelle in die benachbarte Fäserchen über, wodurch ein festerer Zusammenhalt der Lamellen bedingt ist. Doch lassen sich solche, besonders von der Oberfläche langer, in Säure erweichter Röhrenknochen oft in ziemlich großem Umfange abziehen. Die Verlaufsrichtung der Fibrillenbündel in den aufeinander folgenden Lamellen kann eine sehr verschiedene sein. Die lamelläre Struktur

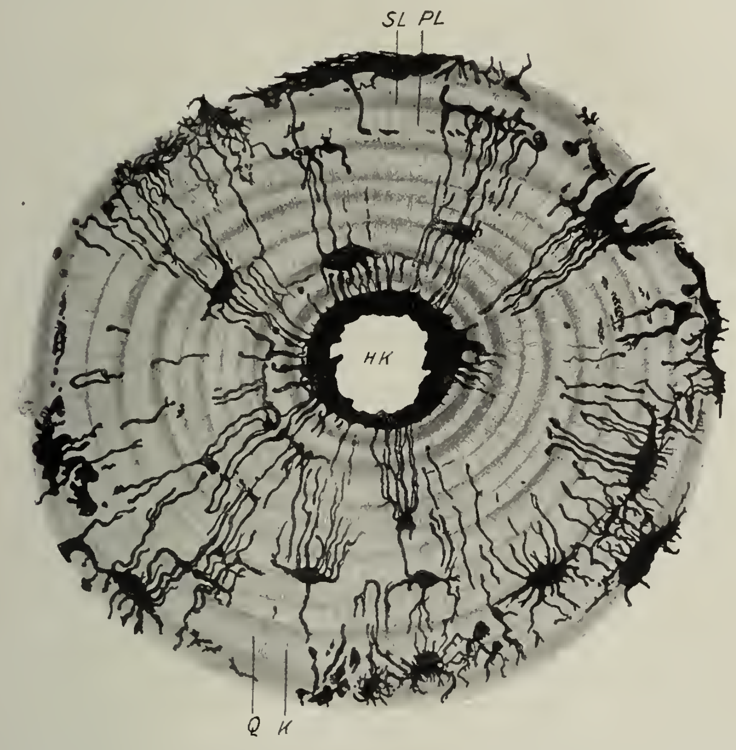


Fig. 188. Ein Haverssches Lamellensystem im Querschliff. Mitte der Mittelphalanx eines menschlichen Fingers. Formalin. Röses Chromsilber-Imprägnation. Knochenlakunen und Kanälchen samt den Grenzscheiden zum Teil schwarz, außerdem zufällige Silberniederschläge, besonders an der Oberfläche des Haversschen Kanals. *HK* Haversscher Kanal; *k* durchsetzende, nicht imprägnierte Kanälchen; *PL* die punktierten Lamellen; *Q* quergetroffene Fibrillenbündel; *SL* streifige Lamellen. V. 430.

tritt nur dort sehr deutlich hervor, wo sich die Bündelchen in den aufeinander folgenden Lagen senkrecht überkreuzen. Dies ist in den Haversschen Systemen öfter der Fall. Häufig zeigt aber eine ganze Reihe aufeinander folgender Lamellen dieselbe Verlaufsrichtung der Fibrillenbündel; an solchen Stellen tritt eine lamelläre Struktur nicht oder nur undeutlich hervor.

An Stellen, wo die Fibrillenbündel in den aufeinander folgenden Lamellen sich senkrecht überkreuzen (Fig. 188), wechseln am Schnitt oder am in schwach lichtbrechenden Medien untersuchten Schliff streifige und punktierte Lamellen, je nachdem die Bündel längs oder quer getroffen sind. An stark aufgehellten, besonders an in erwärmtem Balsam eingeschlossenen Schliffen erscheinen aber die streifigen Lamellen viel stärker lichtbrechend, so daß man die durchziehenden Kanälchen kaum wahrnimmt, die Lamellen fast homogen erscheinen. Dagegen treten die Kanälchen in den

punktierten Lamelen deutlich hervor (Fig. 188, *K*), so daß diese Lamellen senkrecht zu ihrer Richtung gestrichelt erscheinen.

Ranvier hat nach solchen Bildern auf das Vorhandensein zweier verschiedener Lamellenarten, die er als homogene und gestreifte bezeichnete, geschlossen.

Wie v. Ebner gezeigt hat, beruht diese Erscheinung aber nur auf der, durch das Erhitzen der Schliffe gesteigerten Doppelbrechung der Knochenfibrillen. Da letztere nicht nur in chemischer, sondern auch in physikalischer Hinsicht vollkommen mit den leimgebenden Bindegewebsfibrillen übereinstimmen, teilen sie auch deren positive einachsige Doppelbrechung.

Das Knochengewebe zeigt daher bei Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskope sehr charakteristische Erscheinungen.

Längsschliffe von kompakten Knochen erscheinen zwischen gekreuzten Nicols vorwiegend dunkel, wenn sie parallel mit den Polarisationsebenen orientiert sind, im Maximum hell, wenn sie diese Ebenen unter 45° kreuzen. Über einer Gipsplatte untersucht, die Rot I. Ordnung gibt, zeigen sie in der Additionsrichtung steigende, in der darauf senkrechten sinkende Farbe, bei dünnen Schliffen vorwiegend blau, bzw. gelb. Querschliffe ergeben sehr bunte Bilder. Haverssche Säulen geben im allgemeinen Kreuze (Taf. IV, Fig. 115), indem tangentiale Anteile der zirkulär verlaufenden Fibrillenbündel die Polarisationsebenen kreuzen. Über der Gipsplatte erscheinen solche Kreuze negativ, d. h. der blaue Kreuzbalken fällt mit der Subtraktionsrichtung zusammen, der gelbe mit der Additionsrichtung. Ersterer wird eben aus den tangentialen Abschnitten der zirkulär verlaufenden Fibrillenbündel, welche mit der Additionsrichtung zusammenfallen, gebildet, während letzteren die senkrecht dazu orientierten Bündelabschnitte zusammensetzen.

Verlaufen die Bündel in den Haversschen Lamellen nicht rein zirkulär, d. h. senkrecht zur Längsachse des Haversschen Kanals, kreuzen sie diese vielmehr unter Winkeln von 45°, dann erscheint das ganze System, je nach der Stellung, in steigender oder sinkender Farbe; dasselbe ist der Fall, wenn man einen Schrägschnitt durch ein System mit rein zirkulär verlaufenden Bündeln vor sich hat. Die punktierten Lamellen, d. h. die, in denen die Bündel quer getroffen sind, werden optisch inaktiv, bzw. in der Farbe des Gipsgrundes erscheinen.

So geben die Polarisationserscheinungen eine sichere Handhabe, um den verwickelten Verlauf der Fibrillen und Lamellen im Knochengewebe zu verfolgen.

Entkalkt man den Knochen, so bleibt die positive Doppelbrechung erhalten.

Zerstört man die leimgebenden Fibrillen durch Glühen oder anhaltendes Kochen eines Schliffes unter erhöhtem Drucke, dann verschwindet die positive Doppelbrechung und macht an stark aufgehellten solchen Schliffen einer schwach negativen Platz. Dieselbe zeigen auch fossile Knochen älterer geologischer Epochen. Sind die Schliffe nach Zerstörung der Fibrillen aber lufthaltig oder untersucht man sie in schwach lichtbrechenden Mitteln, dann können durch Interferenzerscheinungen Farbenbilder entstehen, welche den Polarisationsfarben des unveränderten, d. h. leimhaltigen Schliffes ähnlich sind. Behebt man jedoch durch starke Aufhellung die Möglichkeit der Interferenz, dann tritt die negative Doppelbrechung der kalkhaltigen Kittsubstanz zutage.

Um nun auf die oben besprochene Erscheinung der anscheinend homogenen und gestreiften Lamellen im Sinne Ranviers zurückzukommen, so liegt ihre Erklärung darin, daß in den streifigen Lamellen, in denen die Fibrillen der Länge nach getroffen sind, die ordentliche und die außerordentliche Welle sich mit verschiedener Geschwindigkeit fortpflanzen, und zwar, wie es einem optisch positiven Körper entspricht, die außerordentliche Welle mit geringerer Geschwindigkeit. Sie ist also stärker brechbar. Dieser stärker lichtbrechende Charakter wird um so mehr hervortreten, je größer die Differenz in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit beider Wellen, d. h. je stärker die

Doppelbrechung ist. Nun wird diese durch das Erhitzen des Schliffes beträchtlich gesteigert; daher tritt die Erscheinung an Schliffen, die in heißem Kanadabalsam eingeschlossen wurden, besonders deutlich hervor. In den stark und doppelt lichtbrechenden Lamellen sind dann die blassen Kanälchen nicht sichtbar, daher erscheinen diese Lamellen homogen; dagegen sind die Knochenkanälchen in den schwach und einfach brechenden, weil quer zum Fibrillenverlauf getroffenen Lamellen deutlich sichtbar und bewirken deren Querstreifung. Schaltet man die außerordentliche Welle aus, indem man sie durch ein auf das Okular aufgesetztes Nicolsches Prisma unwirksam macht, dann erscheinen beide Lamellenarten des betreffenden Sektors gleich stark lichtbrechend.

Neuerdings hat man wieder zweierlei Lamellen nach der geringeren oder stärkeren Färbbarkeit, besonders mit Silbersalzen, unterscheiden wollen. Auch diese Erscheinung findet eine ähnliche Erklärung. Sie beruht auf dem Pleochroismus: das Silber erscheint dunkel im Lichte der außerordentlichen, hell in dem der ordentlichen Welle. Schaltet man die außerordentliche Welle durch ein auf das Okular aufgesetzes Nicol aus (indem man die Polarisationsebene parallel zur Faserrichtung stellt), dann erscheinen beide Lamellen gleich gefärbt.

Die Fibrillen in den Bündeln werden, wie diese und die Lamellen, untereinander durch eine Kittsubstanz verbunden. welche die Kalksalze enthält. In ihr liegen die Kanälchen und Laknnen; nirgends grenzen diese Hohlräume unmittelbar an leimgebende Fibrillen.

Daß die Fibrillen nicht selbst verkalkt sind, geht daraus hervor, daß man an geglühten oder ausgekochten Schliffen (Fig. 189) an Stelle der Fibrillen feine Röhrchen findet, die sich mit Luft füllen und die in der Anordnung und Dicke den leimgebenden Fibrillen entsprechen.

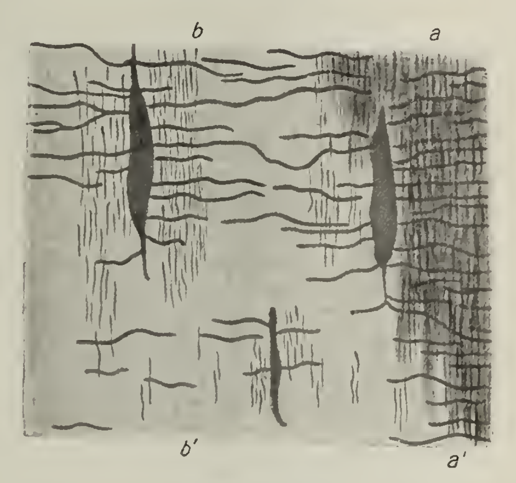


Fig. 189. Lufthaltige Fibrillenröhrchen in einem unter erhöhtem Drucke (im zugeschmolzenen Glasrohr) ausgekochten Knochenlängsschliffe. Femurdiaphyse. Mensch. Das Schliffstück wurde in harten Kanadabalsam eingeschlossen und ist teilweise lufthaltig (bei *a*), teils aufgehellt. Die dunklen Striche, welche bei *b* die dicken Knochenkanälchen kreuzen, entsprechen den Fibrillenröhrchen. V. 710 (v. Ebner).

Die anorganische Substanz besteht der Hauptsache nach aus drei- (und zwei-)basisch phosphorsaurem Kalk, kohlensaurem Kalk (besonders in der Spongiosa), phosphorsaurer Magnesia; ferner Fluorkalzium, Chlor und einigen seltenen Metallen in Spuren.

Die Kohlensäure ist teils fest, teils locker gebunden. Die mineralischen Bestandteile nehmen mit dem Alter zu, daher steigt auch das spezifische Gewicht der Kompakta mit dem Alter; es beträgt beim neugeborenen Kind 1,675, beim Erwachsenen 1,859 (Hülsen).

Nach demselben Autor beträgt der mittlere Prozentgehalt des frischen kompakten Knochengewebes an Mineralbestandteilen 55,28 %, an organischer Substanz 26,82 % und an Wasser 17,90 %.

Wenn auch das Knochengewebe des erwachsenen Menschen und Säugetieres vorwiegend eine lamelläre Struktur besitzt, so finden sich doch auch hier beschränkte Stellen, an denen sie fehlt; im allgemeinen dort, wo die erste Ablagerung von Knochensubstanz stattfindet. So unmittelbar nach innen von den Kittlinien (Fig. 183 *C*, bei *G*), die als eine reichlichere Ansammlung von strukturloser, glänzender Kittsubstanz aufgefaßt werden müssen, welche in ihrem Verhalten mit den Grenzscheiden der Lakunen übereinstimmt. Sie geht nach innen über in einen Filz von Fibrillen. Hier sind auch die Lakunen von unregelmäßiger Gestalt; die der Kittlinie zugewendeten

Ausläufer bilden meist arkadenartige Bogen oder in sich selbst zurückkehrende Schlingen (rekurrierende Kanälchen). Vereinzelte Kanälchen durchbohren allerdings auch die Kittlinie und verbinden so Lakunen benachbarter Systeme.

Weiter fehlt lamellärer Knochen unter dem Periost, wo dieses fest mit dem Knochen verbunden ist (Fig. 193, *O*), und endlich dort, wo Knochen an verkalkten Knorpel stößt, wie z. B. an Gelenkenden.

Außer den Haversschen Kanälen finden sich im kompakten, lamellären Knochen noch größere, unregelmäßige Lücken (Haverssche Räume) und eine zweite Art von Gefäßkanälen, die man als Volkmannsche oder durchbohrende Gefäßkanäle (v. Ebner) bezeichnet hat. Es sind das dünne, 10—30 μ weite Gefäßkanäle, die teils von der Markhöhle, teils vom Perioste her in den Knochen eindringen, teils endlich von größeren Haversschen Kanälen abgehen und, ohne von Speziallamellen umgeben zu sein oder begleitet zu werden, die Lamellen des Knochens regellos, in den verschiedensten Richtungen, oft senkrecht oder schräg zur Längsrichtung durchbohren (Fig. 190).

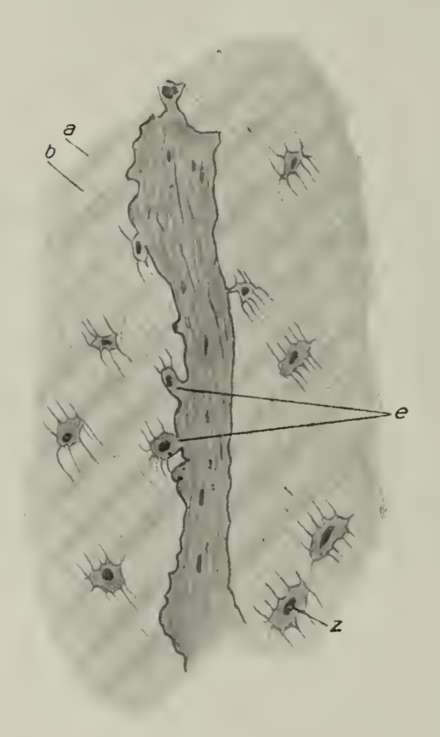


Fig. 190. Ein durchbohrender oder Volkmannscher Kanal. Entkalkter Schnitt vom Unterkiefer eines $3^1/_2$ jährigen Kindes. Müllers Fl. *a* streifige, *b* punktierte Lamellen; *z* Knochenzelle; *e* durch die Resorption eröffnete Knochenzellhöhlen. V. 560.

Sie werden von Flächen begrenzt, die meistens wie gewöhnliche Resorptionsflächen mit wenig entwickelten Zacken und Buckeln aussehen. Sie durchschneiden in ihrem Verlaufe Lamellen, Kittlinien und nicht selten die Lakunen (bei *e*), so daß in diesen die freigelegte Knochenzelle sichtbar wird. Besonders reich entwickelt finden sie sich im Unterkiefer, dann im Rinder- und Vogelknochen. Ihre Entstehung verdanken sie einem eigentümlichen Resorptionsprozeß, der sekundär im ausgebildeten Knochen sich abspielt. Wie die Haversschen Kanäle, können auch die durchbohrenden sekundär vollkommen obliterieren.

Im lamellären Knochen finden sich weiter auch feine und gröbere Bindegewebsbündelchen, welche keine Beziehung zur lamellären Struktur des Knochens haben, sondern die äußeren umfassenden und die Schaltlamellen regellos durchbohren, weshalb sie von ihrem Entdecker (Sharpey als durchbohrende Fasern bezeichnet wurden. Heute sind sie allgemein unter dem Namen der Sharpeyschen Fasern (Kölliker) bekannt.

Es handelt sich um feinste unverkalkte Fäserchen oder um Bündel bis zu 30 μ Dicke, die dann meist teilweise verkalkt sind. Am besten werden sie an gut getrockneten oder halbgeglühten Schliffen als lufthaltige Röhrchen sichtbar, aber auch an Schnitten frisch mit Alkohol-Formalin fixierter, entkalkter und mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde gefärbter Knochen treten sie als stärker blau gefärbte Bündel deutlich hervor (Fig. 184, *SF*). Man kann sie aber auch beim Abziehen äußerer umfassender Lamellen mit diesen isolieren. Sie stecken dann in den abgezogenen Lamellen wie Nägel in einem Brette, weshalb man sie auch als claviculi (Gagliardi) bezeichnet hat. Sie strahlen meist aus dem Periost in die oberflächlichen Lamellensysteme ein und gelangen beim Dickenwachstum in die Tiefe; daher fehlen sie in

den Haversschen Lamellensystemen fast ganz, in den inneren umfassenden ausnahmslos.

An den Alveolarrändern des Unterkiefers durchsetzen sie den Knochen seiner ganzen Dicke nach (vgl. Fig. 444); ähnlich an den Schädelnähten. Wo Sehnen oder Bänder an den Knochen inserieren, setzen sich die leimgebenden Fasern direkt als Sharpeysche in den Knochen fort.

Auch elastische Fasern finden sich in den Röhrenknochen Erwachsener direkt unter dem Periost bis in die oberflächlichsten Schaltlamellensysteme. Hier und da finden sie sich auch in den innersten Lagen der Haversschen Systeme, wo man sie

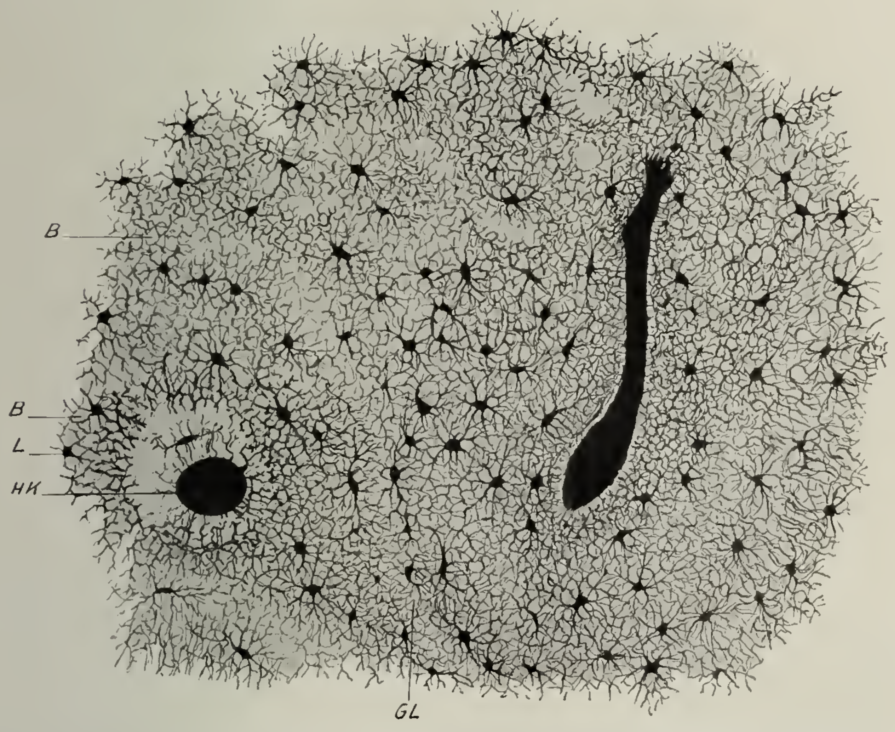


Fig. 191. Querschliff durch den mazerierten und mit Fuchsin gefüllten Metatarsus eines Vogels (indischer Riesenstorch, Mycteria asiatica Lath.). *B* Parallelfaserige Bündel der Grundsubstanz, quer getroffen; *GL* unscharfe Grenzlinie eines Haversschen Systems; *HK* Haversscher Kanal, quer; *L* Lakune. V. 380.

als membranartige Geflechte, die den Gefäßkanal auskleiden, mit kochender Kalilauge isolieren kann. Teilweise begleiten sie Sharpeysche Fasern und durchbohrende Gefäße; sie fehlen im kindlichen Knochen und in den platten Schädelknochen, finden sich dagegen typisch im Vogelknochen (Renaut) und reichlich in der Schnecke des Hundes (Van der Stricht).

Die spongiöse Knochensubstanz unterscheidet sich von der kompakten hauptsächlich durch den Mangel an Haversschen Systemen. Das Knochengewebe bildet in ihr Fasern, Blätter, Bälkchen oder Röhrchen, welche weitere oder engere, verschiedenartig gestaltete Räume, die alle untereinander zusammenhängen, begrenzen. Der feinere Bau der Bälkchen usw. entspricht ganz dem eines lamellären Knochens, aus dem man sich die Haversschen Systeme herausdenkt; die einzelnen Lamellenzüge werden also auch hier durch Kittlinien unterbrochen (Fig. 193). Die Lücken

werden von Knochenmark erfüllt und ebenfalls von einem elastischen Grenzhäutchen ausgekleidet.

2. Parallelfaseriges Knochengewebe. Es findet sich hauptsächlich in den Knochen der unteren Extremitäten bei Vögeln und ist dadurch ausgezeichnet, daß die der Länge nach parallel angeordneten Fibrillenbündel sich durch Faseraustausch nach allen Richtungen gleichmäßig fest miteinander verbinden. So gelangen an Querschnitten lauter kleine, polygonale Felder von etwa 3 μ Durchmesser zur Ansicht (Fig. 191). Kittlinien um Gefäßkanäle treten nur ausnahmsweise und wenig deutlich hervor. Die Lakunen sind in unregelmäßigen Abständen angeordnet und besitzen eine mehr spindelförmige Gestalt, so daß Profil- und Flächenbilder sich sehr ähnlich sind. Die Kanälchen gehen senkrecht zur Längsachse des Körperchens, die mit dem Fibrillenzuge zusammenfällt, nach allen Seiten radienförmig, reich verzweigt und mit ihren Anastomosen die Bündel umfassend ab.

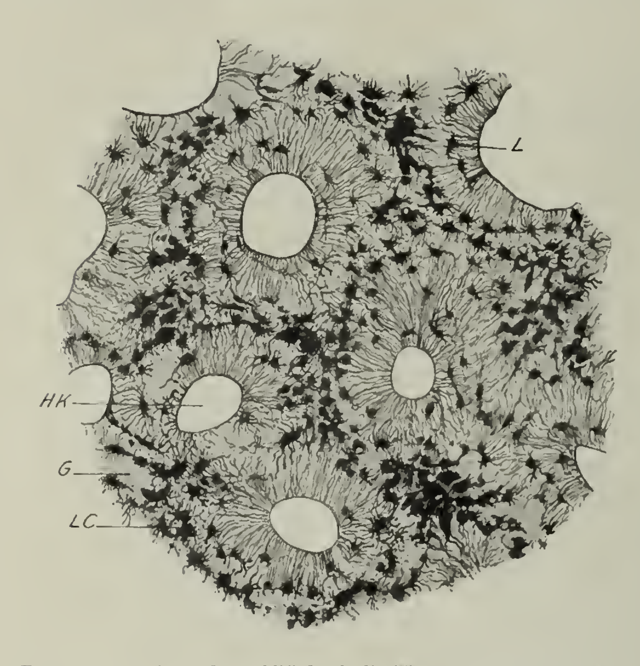


Fig. 192. Von einem Querschliff durch die Mitte des Femur eines fast ausgetragenen Kindes. Fuchsinfüllung der Lakunen und Kanälchen. *G* Grobfaserige Grundsubstanz; *HK* Gefäßkanal; *L* regelmäßigere Lakunen um die Gefäßkanäle; *LC* Lacunae confluentes im geflechtartigen Knochengewebe. V. 110.

3. Das geflechtartige Knochengewebe (v. Ebner) bildet bei Embryonen und Kindern der ersten Lebensjahre den perichondral entstehenden Knochen. Weiter findet es sich in den Nahtgegenden der Schädelknochen und überall dort, wo Sehnen und Bänder unmittelbar in Knochen einstrahlen.

Es besteht aus einem Netzwerk feinerer bis recht grober Faserbündel, die dann eine Zusammensetzung aus mehreren dünneren zeigen, etwa wie ein Kutisbündel. Diese Bündel sind teils durch Kittsubstanz, teils durch ungeordnete Fibrillen miteinander verbunden und begrenzen weite, unregelmäßige, am Querschnitt meist länglich verzogene und durch weite Anastomosen zusammenhängende Gefäßräume. Auch die Knochenlakunen, wie die in ihnen liegenden Zellen, sind groß, unregelmäßig gestaltet und angeordnet.

Nicht selten fließen benachbarte Lakunen zu größeren Höhlen zusammen (Lacunae confluentes) (Fig. 192).

Schon bei Neugeborenen bildet sich aber um die Gefäßräume eine regelmäßige, lamelläre Struktur aus; die Lamellen bestehen jedoch fast nur aus Bündeln, die den Gefäßkanälen parallel verlaufen und werden oft von Sharpeyschen Fasern radiär durchbohrt, die aus dem geflechtartigen Knochengewebe bis zu den Gefäßen reichen. Zwischen lamellärer Ablagerung und geflechtartigem Knochen ist wohl eine Übergangszone, aber keine Kittlinie sichtbar.

Dieses geflechtartige Knochengewebe macht bald dem lamellären Platz, wobei Resorptionen, Zerstörungen, die größte Rolle spielen. Durch sie entstehen vielfach

große, unregelmäßige, von buchtigen Rändern begrenzte Lücken, sog. Haverssche Räume (Fig. 193), deren reichliches Vorkommen daher für jugendliches Knochengewebe charakteristisch ist. Außerdem fehlen ihm auch elastische Fasern. Bei 3—4jährigen Kindern ist das geflechtartige Knochengewebe nur mehr in Spuren, hauptsächlich interstitiell, zwischen den Haversschen Lamellensystemen nachweisbar.

Die Weichteile der Knochen sind das Periost, das Knochenmark, Blut- und Lymphgefäße und Nerven; endlich die knorpeligen Gelenküberzüge und faserige Verbindungen benachbarter Knochen.

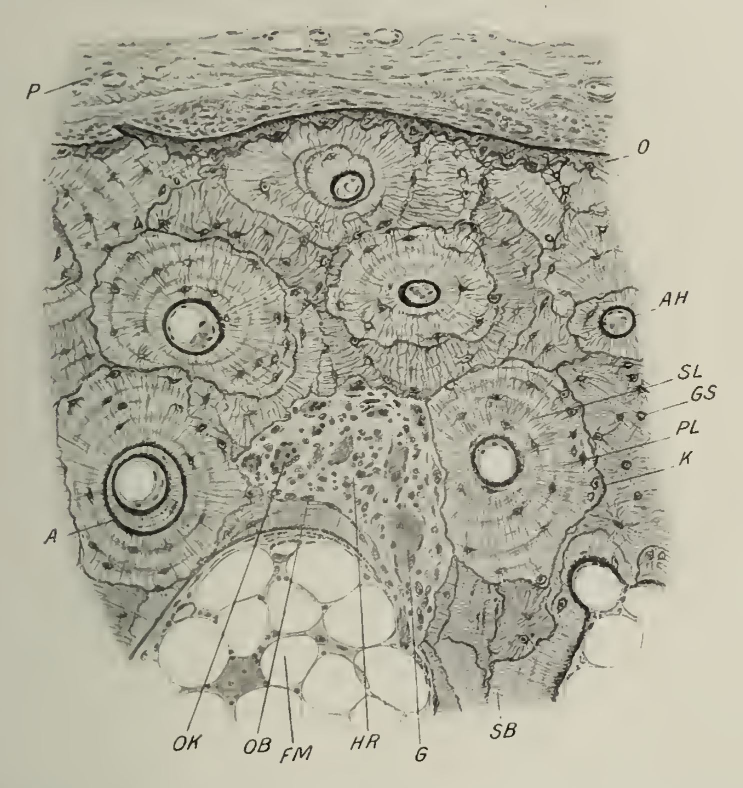


Fig. 193. Aus einem Querschnitt durch die Phalanx II des Mittelfingers (seitliche obere Knochenrinde des basalen Endes) vom Menschen. Formol. Delafields H. *A* Ansatzlinie; *AH* Grenzscheide eines Gefäßkanals; *FM* Fettmark; *G* Blutgefäß; *GS* Grenzscheide einer Lakune; *HR* Haversscher Raum mit roten Mark; *K* Kittlinie; *O* oberflächliche geflechtartige Knochenlage; *OB* Osteoblasten; *OK* Ostoklasten; *P* Periost; *PL* punktierte Lamellen; *SB* Spongiosabälkchen; *SL* streifige Lamellen. V. 110.

Das Periost, die Beinhaut (Fig. 193, *P*), ist eine fibröse Haut von verschiedener Dicke, welche für das Wachstum und die Regeneration der Knochen von größter Bedeutung ist. Es ist am dicksten dort, wo Knochen unmittelbar unter der Haut liegen, am dünnsten dort, wo Muskeln von ihm entspringen oder ihm aufliegen. Es haftet der Knochenoberfläche nicht sehr fest an, ist ablösbar, und zwar das dicke leichter als das dünne.

Wo Sehnen oder sehnige Häute am Knochen sich ansetzen, fehlt ein ablösbares Periost.

Es besteht in fertigen Knochen 1. aus einer äußeren, blutgefäßreichen, aber derben Schichte, welche aus vorwiegend längs verlaufenden, aber sich auch in den anderen Richtungen durchflechtenden, kollagenen Faserbündeln mit zwischengelagerten elasti-

schen Fasern aufgebaut ist und 2. aus einer inneren, zellreicheren Schichte, die auch mehr, meist längs verlaufende, elastische Fasern, aber wenig Blutgefäße enthält.

Im embryonalen Periost kommt noch eine dritte Schichte, nämlich eine Lage dem Knochen unmittelbar, wie ein Epithel, aufsitzender Zellen, die sog. Osteoblasten, hinzu, während die lockere, nach außen davon gelegene Schichte vorwiegend aus sternförmig verästelten, anastomosierenden Zellen mit membranösen Fortsätzen besteht, also den Charakter eines embryonalen Gallertgewebes besitzt, aber auch reichlich Blutgefäße enthält. Man hat diese Schichte als Kambiumschichte (Billroth) bezeichnet; sie wird außen von der Faserschichte begrenzt.

Über die Nerven des Periostes soll beim Nervengewebe gesprochen werden.

Das Knochenmark ist eine rötliche, weiche, zerfließliche, oder eine gelbe, fettartige Masse, welche die Markhöhlen und Spongiosalücken ausfüllt, ja selbst noch in die weiteren Haversschen Kanäle und Räume eindringt. Je nach dem makroskopischen Aussehen unterscheidet man ein rotes und ein gelbes Knochenmark. Eine eigentümliche Abart des letzteren ist das gelatinöse Knochenmark, welches rötlichgelb und durchscheinend ist. Das rote Knochenmark kann auch als hämatoblastisches bezeichnet werden; es findet sich in allen fetalen Knochen, beim Erwachsenen in den Wirbelkörpern und anderen kurzen Knochen, in den Knochen der Schädelbasis, im Brustbein und in den Rippen.

Es besteht aus einem bindegewebigen, ungemein zarten Stützgerüste, das der Hauptsache nach aus verästelten Bindegewebszellen mit feinen, nach allen Richtungen zwischen den Zellelementen des Markes durchziehenden Fortsätzen aufgebaut ist. Die Fortsätze dieser Zellen legen sich sowohl an die Wände der großen Markhöhlen und Spongiosalücken und bilden hier ein abhebbares Häutchen, das Endost, als auch an die das Mark durchziehenden stärkeren Gefäßäste. An zweckmäßig gefärbten Schnitten (z. B. nach Mallory) macht es den Eindruck eines Retikulums oder sog. Gitterfasern, doch zeigt die Golgi-Methode, ähnlich wie für die Neuroglia, daß es aus isolierten Zellen mit langen Ausläufern besteht.

In den Maschenräumen dieses Stützgerüstes und des Blutgefäßnetzes liegen die übrigen Zellelemente, welche der Hauptsache nach bestehen 1. aus den Markzellen oder pseudoeosinophilen, 2. oxyphilen, grobgekörnten Leukozyten, 3. polymorphkernigen, neutrophilen Leukozyten, 4. einkernigen, neutrophil gekörnten (Myeloblasten), 5. Lymphozyten, 6. Erythroblasten, 7. Mastzellen, 8. Megakaryozyten und 9. dem Knochen oder verkalkten Knorpel anliegenden Ostoklasten.

Die Arterien des Knochenmarkes, welche durch das Foramen nutritium in die Knochenrinde und weiter in das Mark gelangen, wo sie in den langen Röhrenknochen manchmal rein axial verlaufen, geben Kapillaren ab, welche in weite, sinusartige Venen übergehen, die muskel- und klappenlos und so dünnwandig sind, daß man an Schnitten diese Wandung nur im reinen Profil, nicht von der Fläche wahrnehmen kann. Daher hat man sie vielfach für wandungslos erklärt.

Dem roten Knochenmarke des Erwachsenen finden sich stets in wechselnder Anzahl Fettzellen beigemengt.

Das gelbe Knochenmark oder Fettmark (Fig. 193) besteht der Hauptsache nach aus großen Fettzellen, die offenbar aus den Retikulumzellen durch Fettspeicherung hervorgehen.

Bei Atrophie dieser Fettzellen wandelt sich das Fettmark in das gelatinöse Mark um, wobei die Zellen ebenfalls, wie im gewöhnlichen, atrophischen Fettgewebe, innerhalb der Membran eine sternförmige Gestalt annehmen, in deren Mitte der Kern liegt. Die Lücken zwischen der Membran und dem protoplasmatischen Zellkörper werden von seröser Flüssigkeit erfüllt (Fig. 152).

Das primäre Knochenmark ist der Vorläufer des hämatoblastischen und gleicht, ähnlich wie die Kambiumschicht des embryonalen Periostes, einem Gallertgewebe mit

ästigen, anastomosierenden Bindegewebszellen. Erst durch das Auftreten von Lymphozyten in den Maschen dieses Retikulums entsteht zunächst das sog. lymphoide und durch weitere Differenzierung der Lymphozyten zu den mannigfachen Leukozytenformen das typische rote Knochenmark.

In den Haversschen Kanälen findet man außer den Gefäßen und ihren Nerven ein Gewebe, das dem primären Knochenmark nahe steht, nur enthält es auch spärliche Bindegewebsbündel.

Die Entwicklung des Knochengewebes.

In älterer Zeit hat man geglaubt, daß Knochengewebe in sehr verschiedener Weise entstehen könne; zunächst aus Knorpelgewebe. Die Mehrzahl der Knochen ist ja im Embryo knorpelig vorgebildet, und an Stelle dieses frühzeitig auftretenden (primären) Knorpels tritt dann Knochen, wobei die einmal durch das Perichondrium gegebenen Grenzlinien im allgemeinen eingehalten oder in einer geometrisch ähnlichen Weise ausgedehnt werden. So entsteht schließlich an Stelle des Knorpels ein formähnlicher Knochen.

Mit der funktionellen (statischen) Inanspruchnahme des Skelettes und dem Auftreten der Muskeltätigkeit, die einen nicht unwesentlichen Einfluß auf die endgültige Formgestaltung der Knochen besitzt, erleiden einzelne allerdings mannigfaltige Veränderungen in ihrer Oberflächengestaltung, so daß die endgültige Form des Knochens mit der seiner knorpeligen Anlage nur mehr in den gröbsten Zügen übereinstimmt. Man stellte sich jedoch vor, daß der Knorpel sich in Knochen umgewandelt habe und nannte solche Knochen primäre oder primordiale.

An anderen Stellen tritt Knochengewebe ganz unabhängig von Knorpel auf, wie z. B. in der Gegend des Schlüsselbeines und Unterkiefers. Obwohl dieser Knochen sogar der erste ist, der im menschlichen und Säugetierkörper erscheint — in der 6. Woche bei menschlichen Embryonen von 16 mm Länge der Unterkiefer und bei solchen von 18 mm Länge die Klavikula (Low) —, stellte man ihn als sekundären dem ersteren gegenüber. Je nachdem er in bindegewebiger Grundlage oder in häutigen Ausbreitungen entstand, sprach man auch von Bindegewebs- oder intermembranösen Knochen.

Heute wissen wir, daß Knochengewebe überall wesentlich in derselben Weise, und zwar durch die Tätigkeit besonderer embryonaler Bildungszellen, der Osteoblasten (Gegenbaur), entsteht. Stets und überall ist das Primäre die Abscheidung oder Differenzierung von Knochensubstanz durch die Osteoblasten, und die Umwandlung eines knorpelig vorgebildeten Knochens ist ebenso ein sekundärer Vorgang, wie der Einschluß bereits differenzierter Bindegewebsbündel in das primäre Produkt der Osteoblasten bei der Entstehung sog. Bindegewebsknochens.

Wenn jedoch auch die feineren Vorgänge bei jeglicher ersten Bildung von Knochensubstanz dieselben sind, so rechtfertigen doch Unterschiede, welche durch die Örtlichkeit dieser ersten Entstehung gegeben sind, eine gesonderte Besprechung der Knochenbildung, je nachdem diese 1. im embryonalen Mesenchym (direkte, eigentlich primäre Knochenbildung), 2. an der Oberfläche von Knorpel (perichondrale, periostale Knochenbildung; Deck- oder Belegknochen) oder 3. innerhalb von Knorpel (enchondrale oder endochondrale, endostale, intrakartilaginöse Knochenbildung) auftritt.

Es handelt sich hier lediglich um verschiedene Substrate der Knochenablagerung, die aber gelegentlich bei der Entstehung eines und desselben Knochens in der verschiedensten Reihenfolge sich ablösen oder eine Rolle spielen können. Dadurch können oft histologisch schwer zu deutende Bilder entstehen. Diese können noch dadurch kompliziert werden, daß das Bildungsgewebe (Blastem), aus welchem das erste Knochen-

gewebe hervorgeht, indifferenter Natur ist und im Laufe der Entwicklung im engsten räumlichen Anschluß an Knochengewebe ein knorpelartiges Gewebe (sekundären Knorpel) erzeugen kann, der dann ganz dieselbe Rolle spielt wie der Epiphysenknorpel bei der Ossifikation der primär knorpelig angelegten Knochen. Diese Verhältnisse besitzen die größte Bedeutung für die Beurteilung von Homologien der Knochen in der Tierreihe.

Ein klassisches Beispiel ist der Unterkieferknochen; dieser wird zunächst als Belegknochen des Meckelschen, also eines primären Knorpels angelegt. Das Periost dieses Knochens bildet dann aber an den verschiedensten Stellen, so am Gelenk- und Kronenfortsatz, an den vorderen Enden der beiden Unterkieferhälften nnd an den Alveolarrändern, bei Tieren auch am Unterkieferwinkel, sekundäres Knorpelgewebe. Dieses kann sowohl perichondrale Knochenauflagerungen, als auch endochondrale Knocheneinlagerungen erhalten; andererseits können Abschnitte des verknöchernden Meckelschen Knorpels vorübergehend in die Unterkieferanlage eingeschlossen werden, so daß in engstem räumlichen Zusammenhang die verschiedensten Substrate für das Knochengewebe angetroffen werden können und es oft schwer ist, den Anteil der einzelnen am Aufbau des definitiven Knochens abzugrenzen.

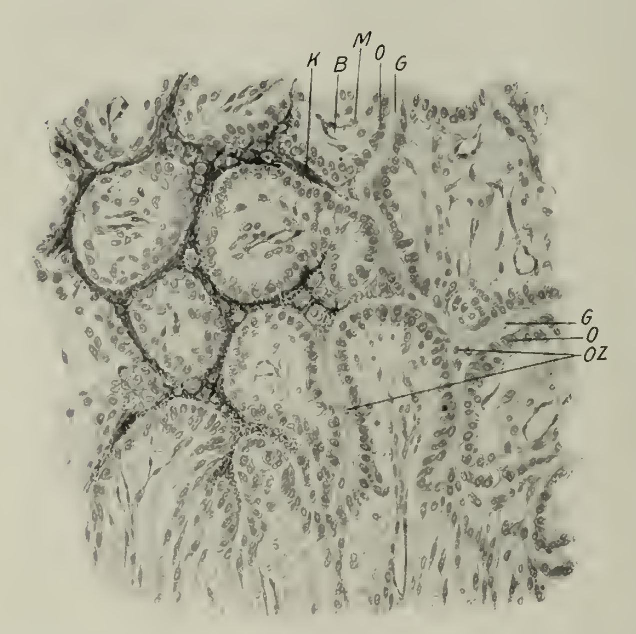


Fig. 194. Erste Anlage von Knochensubstanz in Form von am Durchschnitt netzartig zusammenhängenden Bälkchen. Vom Unterkiefer eines Schafembryo. Müllers Fl. *G* unverkalkte Grundsubstanz; *O* Osteoblasten; *OZ* eingeschlossene Knochenzellen; *K* Ablagerung von Kalksalzen; *M* Mesenchymzellen; *B* Blutgefäß. V. 160.

In ähnlicher Weise tritt sekundäre Knorpelbildung auf bei der Anlage des Schlüsselbeines an den Gelenkenden, in der Gelenkgrube des Schläfenbeines beim Menschen; in weiterer Verbreitung bei Tieren: in der Mittelnaht des Gaumens, am Vomer, Pterygoid, Jochbein usw. Man hat so entstehende Knochen auch als Mischknochen bezeichnet.

Direkte Knochenbildung oder eigentlich primäre Ossifikation.

Zum Studium der direkten Knochenbildung eignen sich am besten die platten Schädelknochen, wie das Stirn- und Scheitelbein, die Schuppe des Schläfenbeines oder der obere Teil der Hinterhauptsschuppe. Direkt entstehen weiter die Mehrzahl der Gesichtsknochen und der Anulus tympanicus.

Bei der Bildung der platten Schädelknochen treten die ersten Verknöcherungen innerhalb der häutigen, aus einem zusammenhängenden, mesenchymatischen Bildungsgewebe bestehenden Anlage der Schädelkapsel an beschränkten Stellen auf, die den späteren Tubera dieser Knochen entsprechen.

Als präparatorische Veränderung findet man im Mesenchym an diesen Stellen die Ausbildung einer reichlicheren Gefäßversorgung und lebhafte, indirekte Vermehrung

der Bildungszellen, so daß man zahlreiche Mitosen beobachten kann. Zwischen den Zellen wird dann eine zunächst weiche, zellenlose und anscheinend homogene Masse (Fig. 194, *G*) gebildet, wobei direkt auch protoplasmatische Anteile der zunächst ästigen Bildungszellen in Grundsubstanz sich umwandeln, ähnlich wie in den Oberflächenlagen der Gelenkknorpel. Der Hauptsache nach scheint es sich aber um eine Art kutikularer Ausscheidung der Knochensubstanz zu handeln, wie besonders daraus geschlossen werden muß, daß unter Umständen (beim Knochen vieler Knochenfische, bei der Bildung des Zahnbeines) die Masse auch weiterhin, trotz mächtiger Dickenzunahme, zellenlos bleibt und daß im lamellären Knochen an gewissen Stellen das erste Produkt der Osteoblasten eine größere Flächen (Ansatz- und Resorptionsflächen) überkleidende, einheitliche, zellenlose Substanz darstellt, die an Durchschnitten in Gestalt der Ansatz- und Kittlinien hervortritt.

Sobald diese Masse, welche ähnlich wie die präkollagene Substanz unter dem Einfluß des Wachstumsdruckes sekundär teilweise eine fibrilläre Struktur annimmt, etwas mächtiger geworden ist, werden in sie auch einzelne Bildungszellen mit einbezogen und als erste Knochenzellen rings umschlossen.

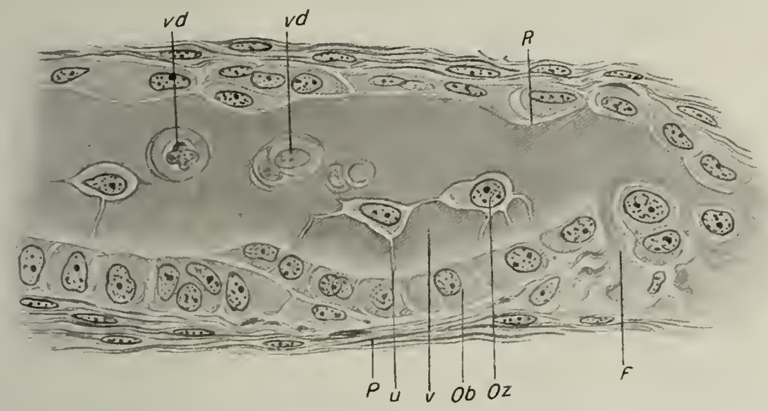


Fig. 195. Ein Knochenbälkchen aus der Stirnbeinanlage eines $2^1/_2$ mon. Embryo im Querschnitt. Zenkers Flüss. Säure-Fuchsin, Mallorys Bindegewebsfärbung. *Ob* Osteoblastenlage auf der Appositionsfläche; *Oz* eben eingeschlossene Osteozyten; *P* Periost; *R* Resorptionsgruben an der Innenfläche; *F* Faserbündel, das in die Knochenanlage aufgenommen wird; *u* unverkalkte, *v* verkalkte Knochenzone; *vd* in der Knochenanlage verdämmernde Zellen. V. 740.

Alsbald treten in den zentralen Teilen feine Kalkkörnchen auf, die zusammenfließen; so entsteht eine stark glänzende, sklerosierte Masse, die wenige, oft deutlich durch Ausläufer zusammenhängende Zellen von zackiger Gestalt (Osteozyten) (Fig. 195) einschließt, an ihrer Oberfläche aber von einem Saum unverkalkter Substanz überzogen wird, welchem die umgebenden Bildungszellen epithelartig anliegen. Dabei nehmen sie gewisse Charaktere an, welche sie als Osteoblasten auszeichnen. Sie verlieren ihre Fortsätze bis auf einzelne interzellularbrückenähnliche Verbindungen, rücken enge aneinander und nehmen dabei entweder prismatische oder stark abgeplattete Formen an.

Ihr dichtes Protoplasma, in dem leichtgeschlängelte Plastokonten nachweisbar sind, wird ziemlich stark basophil, der Kern exzentrisch verlagert, und ihm aufsitzend entwickelt sich eine Vakuole (Fig. 196) im Zelleib, die der Sphäre samt einem Netzapparat entspricht und ein Zentriol enthält.

Diese Zellen besorgen weiterhin durch oberflächliche Ablagerung von Knochensubstanz das Wachstum der Anlage. Einzelne der eingeschlossenen Zellen werden als Ganzes zur Bildung von Grundsubstanz verbraucht; sie verdämmern in dieser (Fig. 195, *vd*), ähnlich wie im Knorpel. Die verkalkte Zwischensubstanz, welche bei gewöhnlichen Färbungen vollkommen homogen erscheint, zeigt bei Anwendung be-

stimmter Methoden eine deutliche und dichtfaserige Struktur (Fig. 197).

Das weitere Wachstum der Anlage geht in der Weise vor sich, daß vom ursprünglichen Verknöcherungspunkt ausgehend Bälkchen in Form vielfach gebrochener Radien sich in das benachbarte Gewebe vorschieben und netzartig untereinander verbinden. Dadurch entstehen Lücken, deren Mitte die Gefäße (Fig. 194, *B*) einnehmen, während ihre Wände, wie die Außenflächen der Bälkchen von der kontinuierlichen Schichte der Osteoblasten epithelartig ausgekleidet, bzw. bedeckt werden.

So stellt die erste Knochenanlage vorläufig ein hauptsächlich flächenhaft ausgebreitetes Netz von Bälkchen dar. Bald aber treten auch senkrecht zur Oberfläche gestellte Bälkchen, hauptsächlich an der Außenfläche, auf, die wieder unter sich und mit den alten Bälkchen zusammenhängen, wodurch das ursprünglich flächenhafte Netz zu einem körperlichen Gerüstwerk von an Dicke immer mehr zunehmenden Knochenbalken wird (Fig. 198). Alle freien Ausläufer dieser gerüstartig gebauten Platte an deren weiter wachsenden Rändern, sowie an der Außenfläche, als auch die Mehrzahl der Lücken des Gerüstwerkes sind von dem kontinuierlichen, epithelartigen Zellbelage der Osteoblasten bedeckt; diese allein besorgen den weiteren Anbau (Apposition) von Knochensubstanz und damit

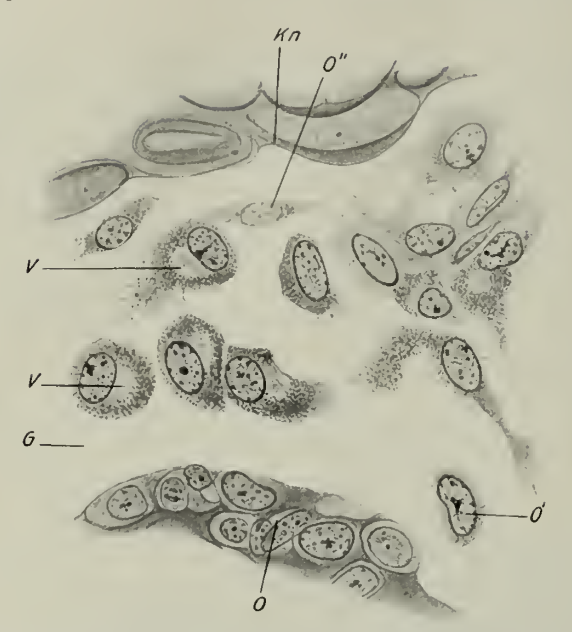


Fig. 196. Bei der Knochenbildung in Grundsubstanz eingeschlossene Osteoblasten. Flachschnitt durch eine primäre perichondrale Knochenablagerung an der Oberfläche eines Schwanzwirbels einer einwöchigen Maus. Zenkers Fl. Thionin. Der Knochen *G* bleibt vollkommen farblos, daher die eingeschlossenen Zellen sehr deutlich; *O* mehrfache Osteoblastenlage am Rande; *Kn* verkalkter Knorpel des Wirbelkörpers; *V* juxtanukleäre Vakuole der Osteoblasten; *O'* Osteoblast mit stark verbrauchtem Protoplasma, *O'* anscheinend ganz in Grundsubstanz sich umwandelnder Osteoblast. V. 740.

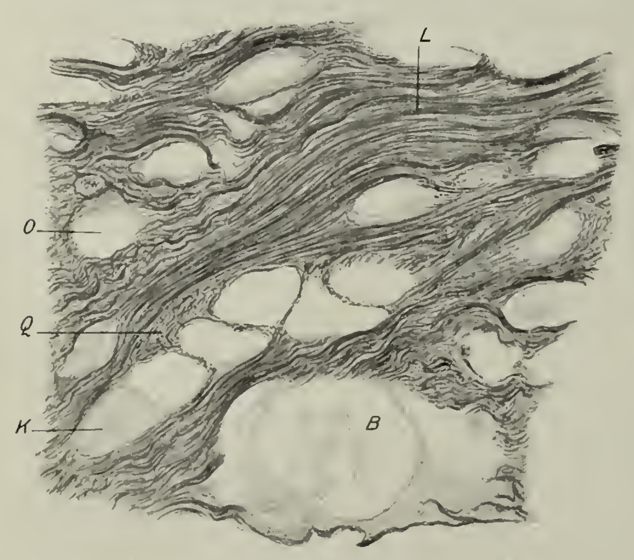


Fig. 197. Ein analoger Schnitt von der Katze, der gleichsam das Positiv zu Fig. 196 gibt, in dem die faserige Struktur der Grundsubstanz sehr deutlich durch Silberimprägnation nach Bielschowsky hervortritt, während die eingeschlossenen Zellen (*O*) als leere Lücken erscheinen; *L* Längs-, *Q* quergetroffene Fasern; *K* Andeutung eines Kerns; *B* Blutgefäß mit Blutkörperchen. V. 740.

das Dickenwachstum der Bälkchen, da die einmal verkalkte Knochensubstanz eines interstitiellen oder intussuszeptionellen Wachstums nicht fähig ist. In beschränktem Ausmaße und nur zeitweilig, vorübergehend, findet man auch einzelne Flächen ohne Osteoblastenbelag, sog. ruhende oder aplastische Flächen (Fig. 198, *A*).

Das übrige Bildungsgewebe an den Oberflächen und in den Lücken der Knochenanlage zeigt eine Veränderung in der Weise, daß seine Zellen spindelförmige Gestalt annehmen, während in der reichlich mit Blutgefäßen versehenen Grundsubstanz, von und zwischen den Zellen differenziert, feinere oder dickere Fibrillenbündel und Faserzüge auftreten, welche sich besonders dicht an der Innen- und Außenfläche zur Bildung einer faserigen Begrenzungshaut, des Periostes, zusammenlegen.

Sehr eigentümliche Veränderungen sind, bald nachdem die ersten Knochenbälkchen gebildet sind, an deren Innenfläche bemerkbar.

Die Osteoblastenbelege verschwinden streckenweise, und an ihrer Stelle treten da und dort vielkernige Riesenzellen (Polykaryozyten) auf, welche die schon gebildete und verkalkte Knochensubstanz wieder zerstören, indem sie grubige, buchtige Vertiefungen an den Knochenbälkchen förmlich ausnagen und so den Knochen zurückdrängen, d. h. die Schädelkapsel erweitern und Raum schaffen für das expansiv und rasch wachsende Gehirn.

Diese lakunenartigen Resorptionsgruben wurden schon im 18. Jahrhundert von John Howship an kariösen Zähnen beobachtet, weshalb sie heute als Howshipsche Lakunen bezeichnet werden. Die in diesen gelegenen Riesenzellen wurden von Robin im normalen Knochenmark aufgefunden und als Myeloplaxen bezeichnet, während Kölliker zuerst ihre Verbreitung genau untersucht, ihre Bedeutung für die Resorption erkannt und sie deshalb Ostoklasten genannt hat.

Die Vorgänge der Apposition, der Knochananlagerung oder des Knochenanbaues, und der Resorption, des Knochenabbaues, gehen schon frühzeitig Hand in Hand und spielen die wesentlichste Rolle beim Wachstum und bei der Formgestaltung der Knochen, weshalb man von einer modellierenden Resorption spricht.

Die Ostoklasten, deren allgemeine Beschreibung schon S. 61 gegeben wurde, lassen an der dem Knochen zugewendeten Fläche nicht selten einen gestrichelten, schmäleren oder breiteren Saum erkennen (Pommer), der ein Ausdruck ihrer resorbierenden Tätigkeit zu sein scheint (Taf. VIII, Fig. 211). Ihr Körper umschließt eine wechselnde Anzahl — bis zu 100 — scharf getrennte und begrenzte, rundliche bis ovoide Kerne, die außer der Kernmembran nur ein deutlich hervortretendes Kernkörperchen erkennen lassen, so daß sie einen bläschenförmigen Eindruck machen (Fig. 60, *OK*).

Unter ihrer Einwirkung werden nicht nur die Kalksalze, sondern auch die entkalkte Knochengrundsubstanz gelöst, wobei oft Knochenlakunen mitten durchschnitten werden und buchtige Resorptionsflächen entstehen, welche durch einspringende Zacken und nach außen gerichtete Konvexitäten ausgezeichnet sind.

An solchen Resorptionsflächen kann sekundär wieder Anlagerung neuer Knochensubstanz erfolgen, wobei die Resorptionsfläche zunächst zu einer aplastischen (Fig. 199, *A*) und dann zur Appositionsfläche wird. Dabei bleibt der alte vom neu angelagerten Knochen durch eine buchtige Linie, welche eine Kittlinie darstellt, deutlich getrennt (Fig. 199, *AL*).

Über die Herkunft der Ostoklasten ist man noch zu keiner einheitlichen Anschauung gelangt. Man leitet sie teils von Bindegewebszellen, teils von Osteoblasten ab.

Zweifellos findet man nicht selten Ostoklasten in Verbindung mit der Wandung von Blutgefäßen (Taf. VII, Fig. 204, *B*)), so daß ihre Herkunft von gewucherten hyperplasierten Gefäßendothelien am wahrscheinlichsten erscheint. Diese Auffassung findet in der bekannten phagozytären Eigenschaft, welche Endothelzellen unter Umständen annehmen können, und auch in der Kernvermehrung, welche mit solchen Hyperplasien in der Regel einhergeht, eine Stütze. Während die Entkalkung leicht durch die

Kohlensäure des Blutes erklärt werden kann, würde die Auflösung der entkalkten organischen Substanz durch die phagozytäre Tätigkeit der Protoplasmamassen verständlich sein.

Bei weiterem Wachstum der Knochenanlage werden bei der Apposition von seiten

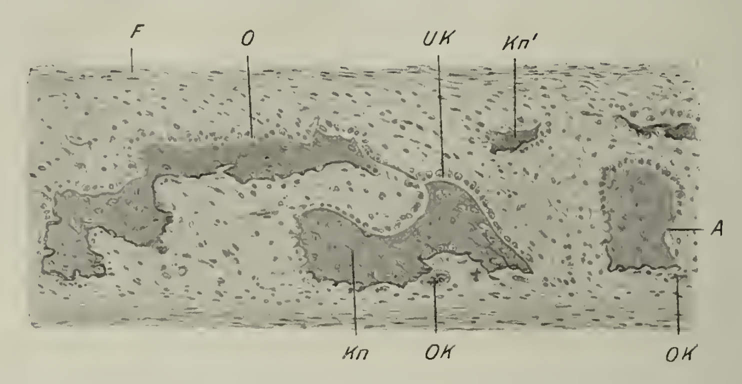


Fig. 198. Aus einem Querschnitt durch die Scheitelbeinanlage eines 4monatigen Embryo. Alk. Form. Delafields H. E. *Kn* Knochenbälkchen, das außen Apposition, innen Resorption zeigt; *Kn'* dünner Knochenstrahl, quer; *O* Osteoblasten; *OK* Ostoklasten; *UK* unverkalkte Knochenzone; *A* aplastische Stelle; *F* äußere Faserschichte des Periosts. V. 110.

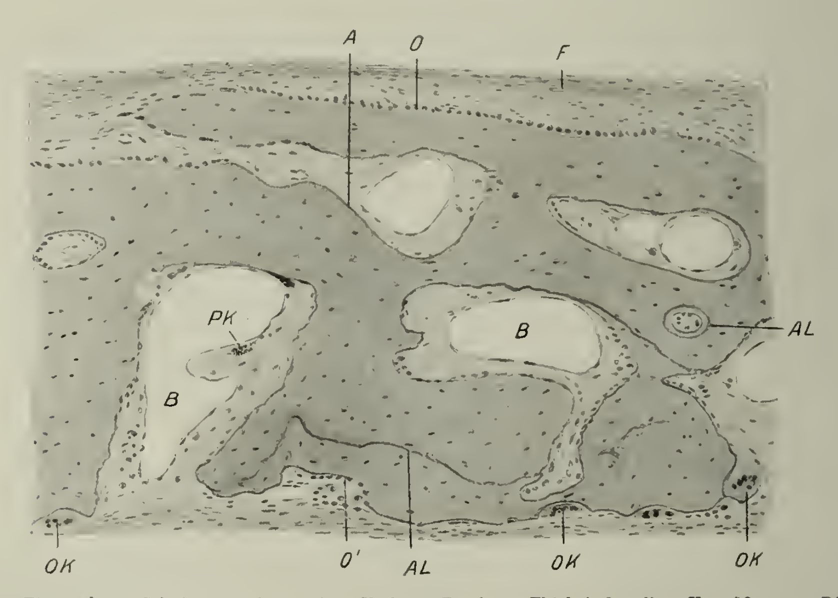


Fig. 199. Ein analoger Schnitt vom 6monatigen Embryo (Zenkers Fl.) bei derselben Vergrößerung. Dieselben Bezeichnungen. *AL* Anlagerungsflächen von jüngerem auf älteren Knochen am Durchschnitt; *O'* Apposition an der Innenfläche; *B* große Venen; *PK* präkapillare Arterie.

der Osteoblasten auch Bindegewebsbündel als Sharpeysche Fasern mit in die Grundsubstanz eingeschlossen (Fig. 195, *F*), so daß an Stelle eines rein osteoblastischen ein geflechtartiges Knochengewebe (Wurzelstock von Gegenbaur) entsteht, dessen Ränder durch ausstrahlende Bindegewebsbündel, die sich oft pinselartig aufteilen und im Bildungsgewebe verlieren, unterbrochen werden.

Solche spätere Entwicklungsstadien haben zu der Auffassung Veranlassung gegeben, daß das Knochengewebe von Anfang an durch die Aneinanderlagerung von Bindegewebsfäserchen entsteht, während die Osteoblasten erst sekundär eine diese Bündel vereinigende Kittsubstanz ausscheiden, mit der eigentlichen Fibrillenbildung aber nichts zu tun haben sollen.

Hier liegt eine Verwechslung der genuinen Fibrillen der Knochengrundsubstanz mit den Fasern des Wurzelstockes oder Sharpeyschen Fasern vor, wie die Beobachtung des ersten Auftretens der Knochensubstanz bei der Ontogenese oder bei der endochondralen Ossifikation, wo präformiertn kollagene Faserbündel ebenfalls fehlen, lehrt.

Die in älteren Entwicklungsstadien im Bildungsgewebe auftretenden Bindegewebsbündel lagern sich besonders dicht an der inneren und äußeren Oberfläche der Knochenanlage zur Bildung einer fibrösen Begrenzungshaut, der Faserschicht des Periostes, zusammen, aus der arkadenförmig Bündelchen abbiegen, um in die Knochenmasse einzustrahlen.

Die Lücken in dem Sparrenwerk der Knochenanlage werden durch fortschreitende Tätigkeit der Osteoblasten und Einmauerung präformierter Bindegewebsbündel immer mehr verengt, bis sie ein zusammenhängendes Kanalsystem, den primitiven Markraum (oder das spätere Haverssche Kanalsystem) des Knochens, darstellen, der sich hier ähnlich verhält, wie der Markraum spongiöser Knochensubstanz. Das vaskularisierte, aus Fasern und Spindelzellen bestehende Gewebe stellt mit den Osteoblastenlagern das erste Markgewebe dar.

Die Verengung dieser Markräume schreitet bei Abschluß des Wachstums der platten Knochen, besonders an den Oberflächen, so weit fort, daß nur mehr enge Gefäßkanäle übrig bleiben; dadurch, hauptsächlich aber durch Apposition neuer Knochenlagen, entstehen die Laminae compactae.

Die Entstehung knorpelig vorgebildeter Knochen.

Die Verknöcherungsvorgänge an knorpelig vorgebildeten Knochen treten später — beim Menschen in der 7. bis 8. Woche — auf, als die direkte Knochenbildung. Sie werden einerseits durch präparatorische Veränderungen im Hyalinknorpel, andererseits durch Ablagerung einer dünnen Knochenkruste auf die Oberfläche des Knorpels, also durch das Auftreten eines Belegknochens (z. B. bei den Röhrenknochen) oder durch Einlagerung von Knochensubstanz in den zerstörten Knorpel (z. B. bei den meisten kurzen Knochen) eingeleitet.

Der Knorpel hat nur die provisorische Bedeutung eines Platzhalters für die Knochen, da er vermöge seines rascheren, expansiven Wachstums Schritt zu halten vermag mit dem raschen Wachstum der Weichteile des Körpers. Knochengewebe, welches, sobald es verkalkt ist, nur mehr durch Apposition wachsen kann und dort, wo es wachsenden Weichteilen Platz machen soll, durch Resorption entfernt werden muß, wäre dies nicht imstande. Daher werden in der Periode des raschesten Wachstums die meisten Knochen knorpelig angelegt, und dieses Knorpelmodell wird dann schrittweise, teils durch Auf-, teils durch Einlagerung von Knochengewebe ersetzt. Dabei bleibt aber noch immer an Stellen des rascheren Wachstums Knorpel erhalten.

Zu den knorpelig vorgebildeten Knochen gehören die langen und kurzen Extremitätenknochen, die Rippen, das Brustbein, das Schulterblatt, die Wirbel und die Knochen des Beckens, das Hinterhauptbein mit Ausnahme des oberen Teiles der Schuppe, das vordere und hintere Keilbein, die Felsenbeinpyramide, die Pars mastoidea des Schläfenbeines, das Siebbein, die unteren Nasenmuscheln, das Zungenbein und die Gehörknöchelchen.

Betrachten wir die Entwicklung eines kurzen Röhrenknochens, etwa einer Phalanx[1]), so sieht man als erstes dorsal in der Diaphysenmitte eine perichondrale

1). Die Endphalanx zeigt besondere Verhältnisse in ihrer Verknöcherung.

Knochenablagerung auftreten (Schuscik), und fast gleichzeitig in dem darunter gelegenen Hyalinknorpel die Zellen und damit ihre Höhlen sich beträchtlich vergrößern, wobei die Zellen reichlich Flüssigkeit aufnehmen: gleichzeitig werden in der Interzellularsubstanz Kalksalze abgelagert. So entsteht ein sog. Verkalkungspunkt (Taf. VI, Fig. 200), den man wohl auch als Ossifikationspunkt bezeichnet hat; er stellt im durchscheinenden Knorpel einen undurchsichtigen, im auffallenden Lichte weißen Kern dar, der sich an Knorpeln, denen durch Chromsäure, Müllers Flüssigkeit, Formalin usw. die Chondroitinschwefelsäure entzogen wurde, allein stark mit Hämatoxylin-Tonerde färbt.

Dieser Verkalkungspunkt liegt zunächst an der Oberfläche des Knorpels [1]) und reicht soweit, wie die perichondrale Knochenkruste. Diese greift immer weiter, bis sie die ganze Mitte des Knorpelzylinders manschettenartig umgibt (Fig. 200, *PK*). Gleichzeitig hat die Verkalkung den ganzen, von der Knochenmanschette umschlossenen Knorpel erfaßt. Damit hat hier das expansive Wachstum des Knorpels ein Ende erreicht, das Perichondrium ist zum Periost mit allen seinen Schichten geworden.

Diese erste perichondrale Knochenkruste entsteht aber schon nicht mehr als rein osteoblastischer Knochen, da in seine Anlage bereits im Perichondrium differenzierte Bindegewebsbündelchen mit eingeschlossen werden, die meist senkrecht zur Knochenmanschette gerichtet sind und in diese aus dem Periost einstrahlen.

Aus der gefäßreichen Kambiumschichte dieses Periostes dringen an einer Stelle Gefäße in den verkalkten Knorpel, indem sie die perichondrale Knochenmanschette durchbohren, welche Durchbruchsstelle dem späteren Foramen nutritium entspricht (Taf. VI, Fig. 201, *E*).

Die eindringenden Gefäße bringen die verkalkte Knorpelgrundsubstanz zur Lösung, teils unmittelbar durch sog. Chondrolyse, teils durch Vermittlung von vielkernigen Riesenzellen, die frühzeitig neben den Gefäßen zu beobachten sind und die man als Chondroklasten bezeichnen kann (Taf. VII, Fig. 204, *OK*).

Durch diese Resorption werden die Knorpelzellhöhlen eröffnet und die geblähten Knorpelzellen werden frei.

Außerdem wandern aber mit den Gefäßen auch Bildungszellen aus der Kambiumschichte in die entstehende Lücke, die primitive Markhöhle, mit ein und vermehren sich hier durch Mitose. Ein Teil dieser Zellen beharrt auf dem Zustande indifferenter Mesenchymzellen, ein Teil wandelt sich in Osteoblasten um. So besteht das erste oder primäre Knochenmark (Hammar) nur aus Osteoblasten, indifferenten Mesenchymzellen, Blutgefäßen (besonders weiten Kapillaren), Chondroklasten und frei gewordenen Knorpelzellen (Taf. VI, Fig. 203, *PM*).

Die Resorption des verkalkten Knorpels schreitet nun, wenn sie bis an die perichondrale Knochenmanschette gelangt ist, nach beiden Enden hin weiter fort, und bald bilden sich zwei quergestellte, an Längsschnitten bogenförmig bis ziemlich geradlinig erscheinende Grenzzonen zwischen Markhöhle und verkalkten Knorpel aus, die man als Ossifikationslinien oder Eröffnungszonen (Taf. VII, Fig. 205, *OZ*) bezeichnet.

Das vordringende primäre Markgewebe, das allein während der Entwicklung unmittelbar an dieser Eröffnungszone gefunden wird, zerstört aber nicht den ganzen Knorpel gleichmäßig.

Dieser läßt gegen die Ossifikationslinie zu bald eine charakteristische Anordnung seiner Zellen und eine eigentümliche Architektonik seiner Interzellularsubstanz erkennen.

Während an den weiter in die Länge und Dicke wachsenden Enden des Knorpels die Zellen regellos in der Grundsubstanz verteilt, isodiametrisch oder schwach ver-

---

1) An Frontalschnitten (Taf. VI, Fig. 200) kann es den Anschein haben, als ob er in der Mitte des Knorpels aufträte. Ob dies bei langen Knochen überhaupt vorkommt, wie von verschiedenen Seiten angenommen wird, ist fraglich.

Erklärung zu Tafel VI

(Knochenentwicklung 1)

Fig. 200. Auftreten des Verkalkungspunktes und der ersten perichondralen Knochenmanschette PK. Metacarpus und Phalanx III des Goldfingers eines 12—13 wöch. Embryos. Frontal. Müllers Fl. Delafields Haem. Eos. K' Knorpel mit gereihten Zellen um den Verkalkungspunkt; K Knorpel mit ungeordneten Zellen; Sp Verdichtetes Mesoderm, in welchem später der Gelenkspalt entsteht; h hellere Stellen durch Auseinanderweichen der Zellen; U bereits erkenntlicher Umschlagsrand der Gelenkkapsel; O Osteoblasten. V. 70.

Fig. 201. Durchbrechung der perichondralen Knochenkruste PK bei E und Zerstörung des verkalkten Knorpels V. Phalanx II und Pfannenende von der Endphalanx des Mittelfingers eines Embryos am Beginn des 5. Monats. Sagittal. Das Objekt, das ich Herrn Prof. Dr. Kolmer verdanke, war lebensfrisch zuerst mit Ringerscher Lösung und dann dem Fixierungsmittel (Kalibichromat-Formalin-Sublimat-Eisessig) durchspült worden. D. E. O deutliche Osteoblastenlage; G auftretender Gelenkspalt; S Anlage eines Sesamknotens; B lockerer Gewebskeil; BS Beuge-, SS Strecksehne des Fingers. V. 32.

Fig. 202 und 203. Querschnitte durch die verknöchernde Phalanx III des Mittelfingers eines Embryos aus der Mitte des 4. Monats (lebend in Formalin-Alkohol fixiert). Der Verknöcherungszustand entspricht beiläufig dem der Phalanx II in Fig. 201 D. E. V. 70.

Fig. 202. Querschnitt gegen das Ende des perichondralen Knochenzylinders (PK). Der verkalkte Knorpel noch größtenteils unzerstört; bei Z eine geblähte Knorpelzelle in der verkalkten Grundsubstanz VK. Bei E Zerstörung des Knorpels und eingedrungenes osteoblastisches Gewebe; O Osteoblasten; P Periost.

Fig. 203. Querschnitt durch die Mitte. PK verdickte perichondrale Knochenrinde; bei P' mit einstrahlenden Bindegewebsfasern (Anlage der ventralen Seitenkanten der Phalanx); VK verkalkte Knorpelgrundsubstanz; ihre Hohlräume größtenteils mit primärem Mark PM erfüllt.

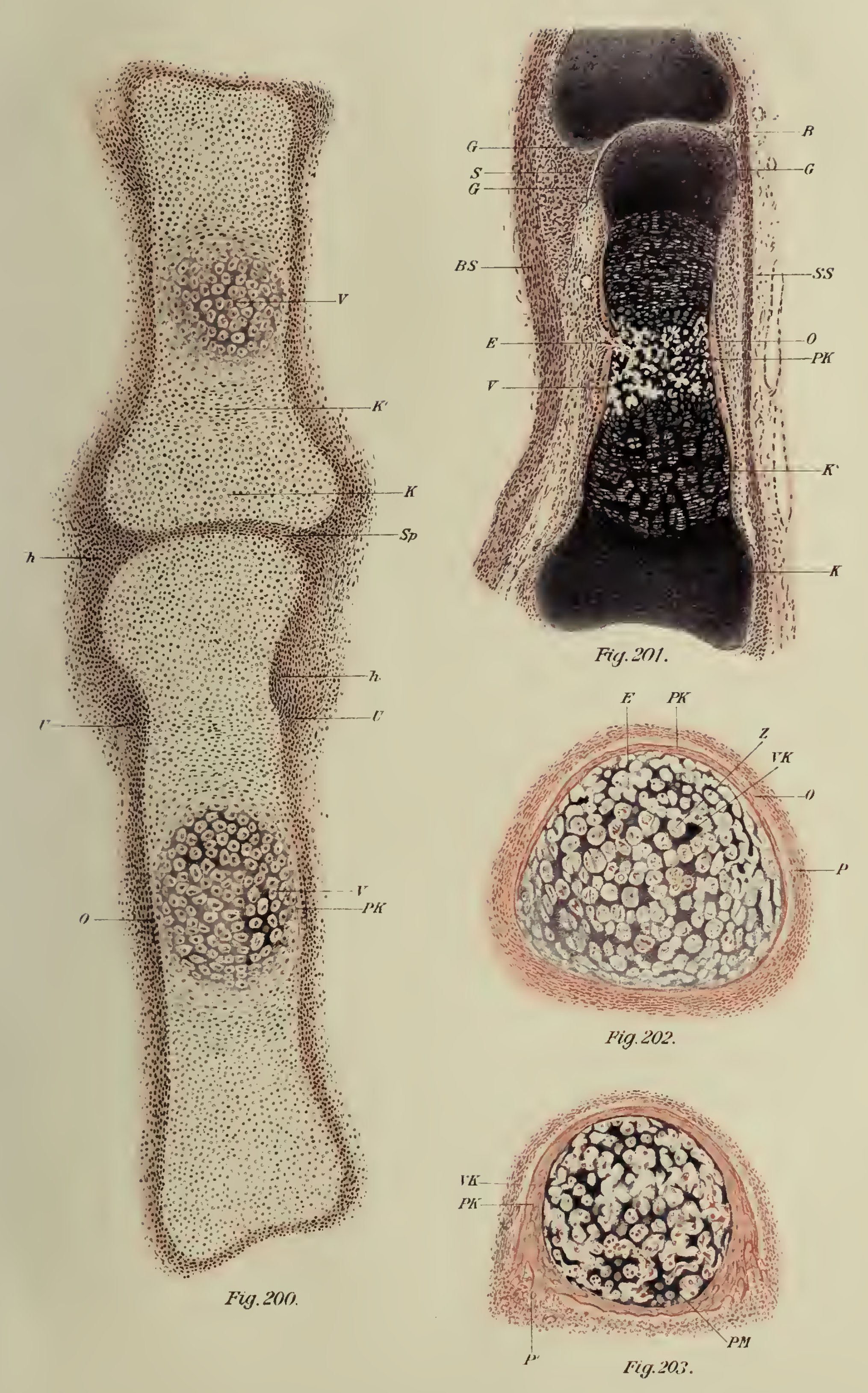


Fig. 200.

Fig. 201.

Fig. 202.

Fig. 203.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.



Erklärung zu Tafel VII

(Knochenentwicklung 2)

Fig. 204. *Teil eines Querschnittes, wie Fig. 203 bei 500facher Vergrößerung; PK perichondraler Knochen; OZ Knochenzellen, VK verkalkte Knorpelgrundsubstanz, durch die noch Knorpelzellen durchschimmern; KR Knorpelgrundsubstanz-Reste; L eröffnete Knorpelzellhöhlen mit primären Markzellen m erfüllt; B sprossendes Blutgefäß; OK Umwandlung eines Gefäßabschnittes in einen Osto- oder Chondroklasten; KZ zugrunde gehende Knorpelzelle.*

Fig. 205. *Ausbildung der Ossifikationszone OZ, Auftreten des enchondralen Knochens EK. sagittaler Längsschnitt durch die Phalanx II eines Embryos aus der Mitte des 5. Monats. Orths Gemisch, D. E. VK letzter, saumartiger Rest des verkalkten Knorpels am perichondralen Knochen PK. R Resorptionslücke im letzteren. B Blutgefäße; M primäres Mark; O Osteoblasten; F Faserschicht des Periosts. V. 30.*

Fig. 206—208. *Querschnitte durch die Phalanx III des Objektes von Fig. 205 in verschiedenen Höhen. Der Ossifikationszustand ist nur ein wenig hinter dem der Fig. 201 zurück. V. 70.*

Fig. 206. Querschnitt durch die Eröffnungszone des Gelenkendes. VK verkalkter Knorpel; KR verkalkte Knorpelgrundsubstanz-Reste; E eröffnete Knorpelzellhöhlen mit osteoblastischem Gewebe erfüllt.

Fig. 207. Querschnitt etwas weiter proximal; EK enchondraler Knochen mit eingeschlossenen verkalkten Knorpelgrundsubstanz-Resten. Die Mitte der Markhöhle wird von der Arterie A und den Venen V eingenommen. OK Ostoklasten (resp. Chondroklasten); G Grenzsaum des verkalkten Knorpels; UK unverkalkter Knochensaum unter der Osteoblastenlage O. Bei O' letztere dem verkalkten Knochen unmittelbar anliegend; m ein Markraum im perichondralen Knochen mit einem Ostoklasten.

Fig. 208. Querschnitt noch näher gegen das Pfannenende, nahe der Mitte. Der perichondrale Knochen PK in den volaren Teilen am stärksten. Dorsal erscheint er bis zum Schwund verdünnt, so daß hier infolge äußerer Resorption der enchondrale Knochen EK' freiliegt. e k enchondraler Knochen ohne Knorpelgrundsubstanz-Reste. C Gefäßkanal im perichondralen Knochen.

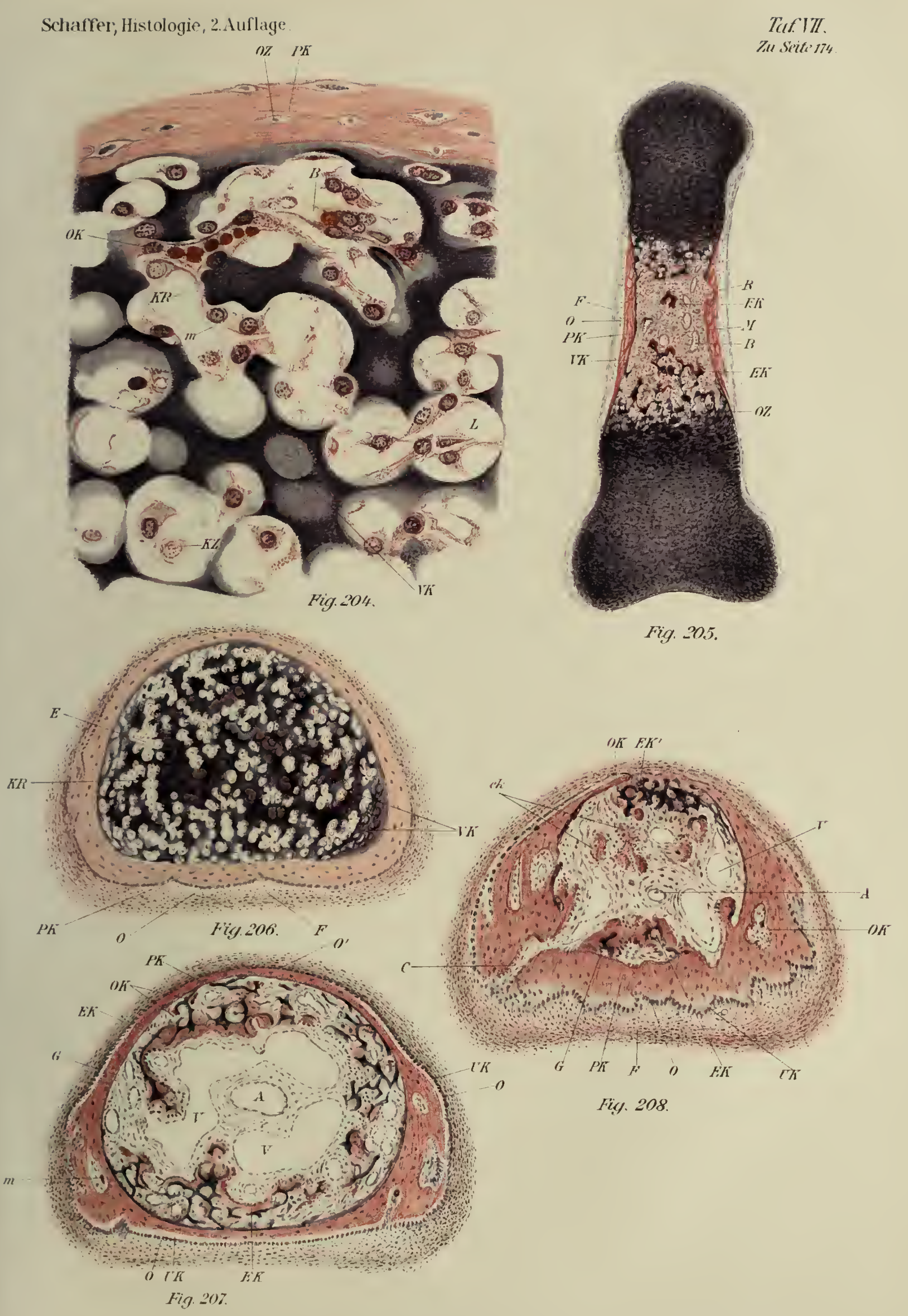


Fig. 204.

Fig. 205.

Fig. 206.

Fig. 207.

Fig. 208.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.
H F Jütte, Kunstanstalt, Leipzig



Erklärung zu Tafel VIII

(Knochenentwicklung 3)

Fig. 209. *Verdickung des perichondralen (periostalen) Knochens PK, in dem Markräume MR eingeschlossen sind. Ausbildung des lymphoiden Knochenmarkes LM in der Mitte der Diaphyse. Erweiterung des Markraumes durch innere Resorption; OK Ostoklasten. Verlängerung durch Auseinanderrücken der Ossifikationszonen OZ.*

Medianschnitt durch die Grundphalanx des Daumens eines 6 monat. Embryos, lebend in Zenkers Fl. fixiert. Delafields Haem. E. Pc Perichondrium; Ü Übergang des Periosts in Perichondrium (encoche); PM primäres Mark; O Osteoblastenlage; F Faserschicht des Periosts; EK enchondraler Knochen; VK Reihenknorpel. V. 30.

Fig. 210. *Die in Fig. 209 umrahmte Stelle an der Eröffnungszone bei 160facher Vergrößerung. KZ Knorpelzellen im verkalkten Knorpel; KZ' eine eröffnete Knorpelzellhöhle mit eingedrungenen Markzellen; CK ein Polykaryozyt (Chondroklast); KR verkalkte Knorpelgrundsubstanz-Reste mit aufgelagertem osteoblastischem (enchondralem) Knochen EK; sonstige Bezeichnungen wie oben.*

Fig. 211. *Ein Polykaryozyt OK mit deutlich faserigem Randsaum S, der außerdem einen lappenförmigen Fortsatz F in eine eröffnete Knorpelzellhöhle an der Eröffnungszone sendet, in die auch schon Markzellen eingedrungen sind; VK verkalkte Knorpelgrundsubstanz. Aus der Grundphalanx eines Fingers desselben Embryos. V. 500.*

Fig. 212. *Teil eines Querschnittes durch eine Fingerphalanx desselben Embryos unter der Eröffnungszone. G Grenze zwischen perichondralem Knochen PK und enchondralem; KR Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz mit aufgelagerten Knochensäumen EK; OZ eine bereits eingeschlossene Knochenzelle; die umgebende Grundsubstanz bildet einen globulus osseus; KZ zugrunde gehende Knorpelzelle im verkalkten Knorpel; B Vene. V. 160.*

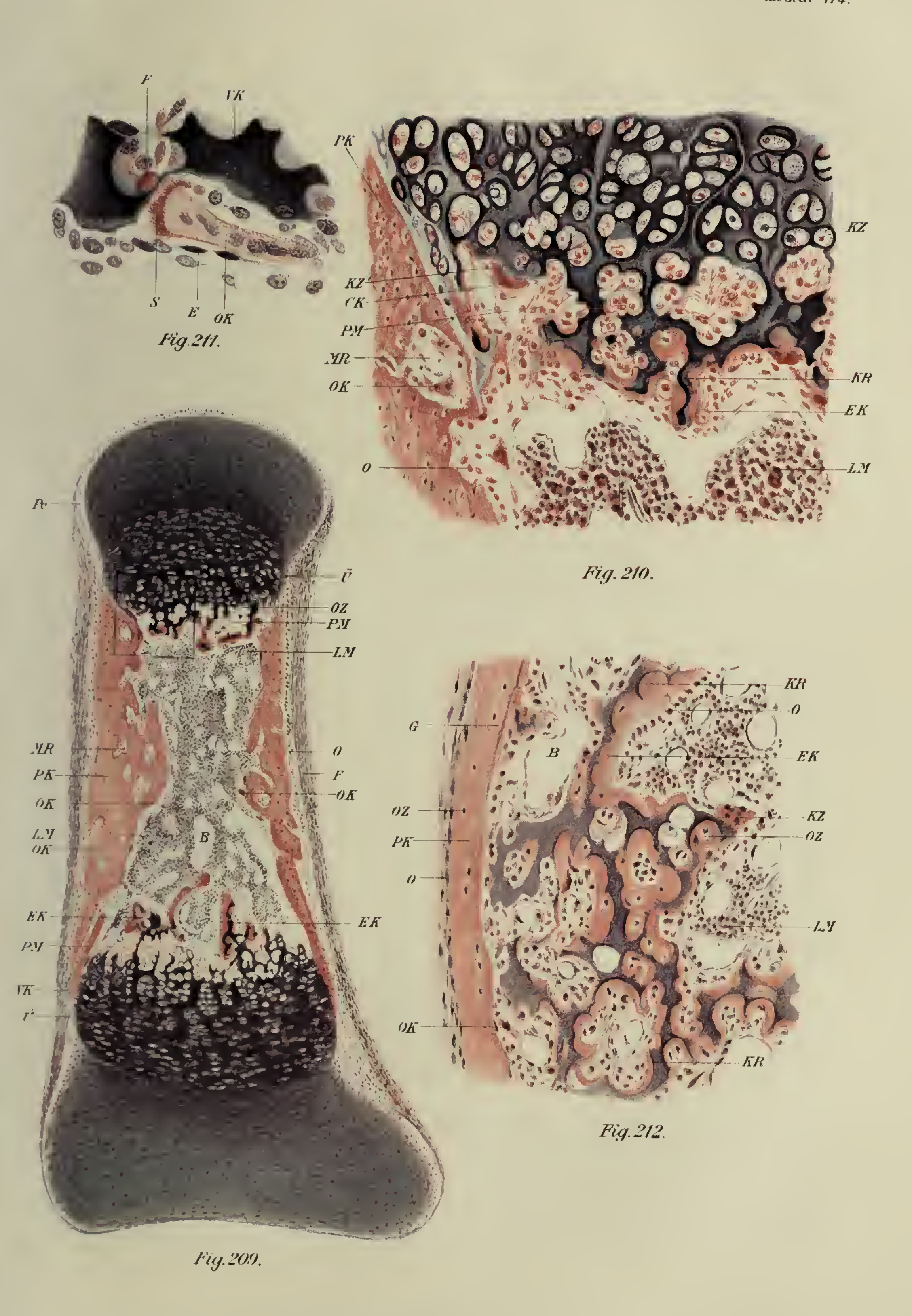


Fig. 211.

Fig. 210.

Fig. 209.

Fig. 212.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. H F Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

ästelt sind, auch vielfach Mitosen erkennen lassen, nehmen sie gegen die Verkalkungszone an Größe zu, werden gleichzeitig, der Längsachse des Knochens entsprechend, abgeplattet und bilden kürzere oder längere, säulenförmige Reihen (Säulenknorpel, Knorpelzellreihen), welche von ebenfalls längsgestellten, stärkeren Grundsubstanzbalken getrennt werden (Taf. VIII, Fig. 209, *VK*).

Die Reihenbildung ist eine einfache Folge des in der Querrichtung behinderten expansiven Wachstums des Knorpels, auf Grund dessen sich seine Zellen nur mehr in Ebenen senkrecht zur Längsrichtung teilen können.

Noch weiter gegen die Eröffnungszone nehmen die Zellen stark an Größe zu und zeigen ein geblähtes, ödematöses Aussehen; ihre Kerne weisen Degenerationserscheinungen auf, verlieren ihr Chromatin und werden zu großen, kaum färbbaren Blasen.

Die Längsscheidewände zwischen ihnen werden, offenbar unter dem Drucke der geblähten Knorpelzellen, deutlich längsfaserig (v. Brunn) und erscheinen an Längsschnitten wie die verdickten Holme von Leitern, während die zarten Querscheidewände den Leitersprossen entsprechen würden. Bei Tieren (Schaf, Hund) erreicht diese Anordnung einen hohen Grad von Symmetrie, weniger beim Menschen.

Die vordringenden Blutgefäße des Markgewebes durchbrechen und zerstören zunächst nur die Querscheidewände, während die längsverlaufenden, verkalkten Längsbalken mit grubiger Oberfläche, der am Schnitt ein zackiger Rand entspricht, in größerer und geringerer Ausdehnung stehen bleiben und in den Markraum hineinragen. Auf ihrer Oberfläche reihen sich nun die Osteoblasten an und lagern dünne Säume von rasch und vollständig verkalkender Knochengrundsubstanz ab, die vollständig frei sind von präformierten, faserigen Einschlüssen. So werden die balkenartigen, verkalkten Knorpelgrundsubstanzreste rings umschlossen, gleichsam eingemauert in rein osteoblastisch entstehende Knochensubstanz.

An Querschnitten durch diese Region (Taf. VII, Fig. 207) sieht man dann osteoblastische Knochenbälkchen mit zwickelartigen Einschlüssen verkalkter Knorpelgrundsubstanz, die bei Säugetieren ausnahmsweise noch eine oder wenige uneröffnete Knorpelzellhöhlen enthalten kann (Taf. VIII, Fig. 212, *KZ*). Bei Vögeln wird die erste Knochensubstanz auf noch reichliche Zellen enthaltende verkalkte Knorpelpartien abgelagert.

An Durchschnitten erscheinen die ersten Knochensäume im Profil halbmondförmig und meist radiär gestrichelt von den eindringenden Ausläufern der Knochenzellen (Taf. VII, Fig. 207, 208); werden sie tangential getroffen, so stellen sie kugelige, die frühere Knorpelzellhöhle ausfüllende Massen dar, die oft in ihrer Mitte schon eine zum Osteozyten gewordene Bildungszelle einschließen (Taf. VIII, Fig. 212, *OZ*). Diese Knochenkugeln oder Globuli ossei, die anscheinend ringsum von verkalkter Knorpelgrundsubstanz umschlossen sein können, lassen sich heute färberisch scharf von letzterer trennen, indem sie sich z. B. mit Eosin lebhaft rot färben oder mit Thionin farblos bleiben, während die Knorpelgrundsubstanz sich mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde violett, mit Thionin metachromatisch heliotrop färbt. Manchmal lösen sich diese halbmondförmigen Knocheneinlagerungen durch Schrumpfung bei der Fixierung schalenartig von ihrer Knorpelunterlage ab und zeigen auch so ihre Unabhängigkeit von der letzteren. Früher, als man so scharf differenzierende Färbungen noch nicht kannte, konnte man solche Knochenkugeln leicht für direkt (metaplastisch) aus Knorpelzellen hervorgegangen halten.

Diese neu gebildeten enchondralen Knochenbälkchen werden aber alsbald von ihren frei in die Markhöhle ragenden Enden her durch Ostoklasten samt den eingeschlossenen Knorpelresten resorbiert (Taf. VIII, Fig. 212, bei *KZ*), wodurch in der Mitte der Diaphyse bald der ganze endochondrale Knochen zerstört wird, so daß er nur einen kurzen Bestand hat. Teils werden die Bälkchen aber auch durch weitere Auflagerung verdickt, und zwar an ihren der Markhöhle zugewendeten älteren Teilen; oder es

werden durch Anlagerung an die alten Resorptionsflächen neue Bälkchen gebildet, die dann aber frei von Knorpelresten sind. Gegen die Enden des Knochens werden die Auflagerungen immer dünner, und nahe der Ossifikationslinie findet man nur mehr verkalkte Knorpelgrundsubstanzreste (Taf. VII, Fig. 204).

Die Knochenanlage wächst an ihren knorpeligen Enden in die Länge und Dicke, und Hand in Hand damit geht das Auseinanderrücken der Ossifikationslinien, wodurch die Markhöhle an Länge zunimmt.

Damit der Knochen aber auch in seinen mittleren, wesentlich aus der perichondralen Knochenmanschette gebildeten Teilen in die Dicke wachsen kann, greift hier die Resorption von der Markhöhle aus auch auf den perichondralen Knochen über (Taf. VII, Fig. 205, *R* und *OK* in Taf. VIII, Fig. 209), wodurch die Markhöhle in den Querdurchmessern erweitert wird, während diese Schwächung der knöchernen Wandung durch Apposition von außen überkompensiert wird, der Knochen somit auch hier an Dicke zunimmt.

Dieses appositionelle Wachstum geht in ganz ähnlicher Weise wie beim Wachstum der Schädelknochen vom Periost aus unter Bildung vielfach durchbrochener Balken und Blätter vor sich. (Man vgl. *PK* in Taf. VII, Fig. 205 und Taf. VIII, Fig. 209.)

Daher ist der perichondrale Knochen an seiner Oberfläche nicht glatt, sondern mit unregelmäßigen Buchten und Vorsprüngen zwischen diesen versehen, deren Bild mit der Gefäßanordnung in innigem Zusammenhang steht.

Die Ablagerung der Knochensubstanz findet nämlich stets nur in einer gewissen Entfernung um die Gefäße statt, so daß diese an der Oberfläche in offenen Buchten von mit Osteoblasten ausgekleidetem Knochengewebe zu liegen kommen. In die am Schnitt zackenförmig vorspringenden Scheidewände dieser Buchten werden auch aus der Faserschicht des Periostes direkt einstrahlende Faserbündel als Sharpeysche Fasern aufgenommen.

Die offenen Buchten schließen sich dann zu Räumen, welche von Osteoblasten ausgekleidet sind, in ihrer Mitte ein Gefäß und rings um dieses primäres Markgewebe einschließen.

Diese ringsum geschlossenen Räume (Taf. VIII, Fig. 209, *MR*) sind die ersten Gefäßräume, welche durch weitere schichtweise Auflagerung immer mehr zu Haversschen Gefäßkanälen eingeengt werden. So glättet sich allmählich die Oberfläche des perichondralen Knochens, die Kambiumschichte wird immer dünner, und zuletzt grenzt die Knochenoberfläche, nur durch spärliche Zellagen getrennt, an die Faserschichte des Periostes. Gegen die Enden hin verdünnt sich die periostale Knochenhülse, welche in der Mitte die größte Dicke besitzt und hier gegen die Markhöhle einspringt, so daß letztere am Längsschnitt die Form eines Doppeltrichters (Sanduhrform) zeigt (Taf. VIII, Fig. 209), immer mehr.

Am äußersten Ende schärft sie sich zu einer einfachen Lage von Knochensubstanz zu, in welche zahlreiche Bindegewebsbündel aus dem Perichondrium einstrahlen. Dieser vorwachsende Rand greift stets auf den verkalkten und manchmal auch auf den unverkalkten Knorpel über, überragt daher immer den endochondralen Knochen (Taf. VIII, Fig. 210, *PK*).

Da hier das Dickenwachstum des Knorpels meist dem des Knochens vorauseilt, überragt ersterer den Rand der Knochenröhre wie ein Pilzhut seinen Strunk. So entsteht am Längsschnitt eine grubige Einziehung des Knorpels, in welcher der Übergang von Periost in Perichondrium stattfindet. Man hat sie als Ossifikationsgrube (encoche von Ranvier) bezeichnet.

Unterdessen hat auch das primäre Knochenmark, von der Mitte der Diaphyse beginnend und gegen die beiden Ossifikationslinien hin fortschreitend, eine Umwandlung erfahren. Zunächst treten zwischen den mesenchymatischen Elementen und um die Gefäße des primären Markes zahlreiche lymphoide Zellen auf; so entsteht das lymphoide

Mark (Taf. VIII, Fig. 210, *LM*), das durch seine dunklere Färbung infolge des großen Reichtums an kleinen Rundzellen ausgezeichnet ist. Ob diese lymphoiden Elemente aus den Blutgefäßen auswandern oder durch Umwandlung aus den indifferenten Mesenchymzellen entstehen (Maximow), ist noch nicht sicher entschieden.

Jedenfalls vermehren sich diese lymphoiden Zellen bald reichlich durch indirekte Zellteilung, und aus ihnen gehen dann die meisten anderen Zellformen des roten (hämatoblastischen) Knochenmarkes hervor, in welches sich das lymphoide zentrifugal fortschreitend umwandelt. Die Venen haben sich zu weiten, sinusartigen Räumen erweitert, deren Wandungen nur aus Endothel und einem dünnen Grundhäutchen bestehen (Taf. VII, Fig. 207, *V*).

So bestehen zur Zeit der Geburt beim Menschen die Röhrenknochen fast ausnahmslos[1]) aus einer Diaphyse, die hauptsächlich aus perichondral entstandenem,

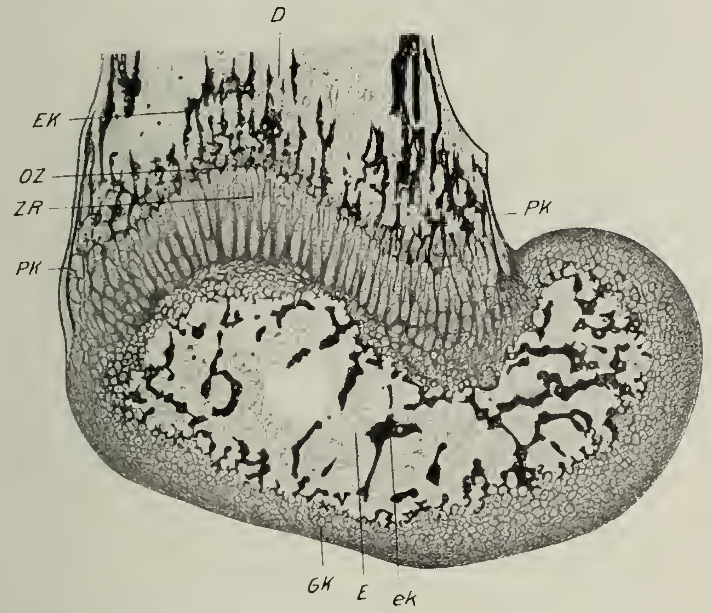


Fig. 213. Frontalschnitt durch den Oberschenkelkondylus einer 4wöchigen Maus. Zenkers Fl., saur. Fuchsin-Mallory. *D* Diaphyse; *E* Epiphyse; *ek* enchondraler Knochen der Epiphyse; *EK* enchondraler Knochen der Diaphyse; *GK* Gelenkknorpel des Kondylus; *OZ* Ossifikationszone der Diaphyse; *PK* perichondraler Knochen der Diaphyse; *ZR* Reihenknorpel des Fugenknorpels. V. 30.

geflechtartigem Knochengewebe aufgebaut ist, während endochondraler Knochen nur gegen die knorpeligen Enden hin in geringerer Menge vorhanden ist. Bald nach der Geburt treten aber in wechselnder Reihenfolge und Zahl in den wachsenden knorpeligen Enden, ganz ähnlich wie zuerst in der Mitte der knorpeligen Diaphyse, Verkalkungspunkte auf, die sich bald in Verknöcherungspunkte umwandeln. Es sind dies die Epiphysenkerne, welche bei den kurzen Röhrenknochen nur an einem Ende (bei den Phalangen am proximalen, bei den Metakarpen, mit Ausnahme des Daumens, der sich in dieser Hinsicht wie eine Phalanx verhält, am distalen), bei den langen an beiden Enden entstehen.

Ihrem Auftreten geht gewöhnlich ein Eindringen von Blutgefäßen in den unverkalkten Knorpel vom Perichondrium aus vorher, welche Vaskularisierung offenbar für

1) Der Humerus und die Tibia zeigen gelegentlich schon um diese Zeit im proximalen, das Femur im distalen Ende einen Epiphysenkern.

die Zufuhr des Bildungsgewebes und des Kalkes von Bedeutung ist. Eine solche kann übrigens auch bei der Diaphysenverknöcherung großer Knochen beobachtet werden, nur daß die Gefäße hier von der Markhöhle aus durch die Ossifikationszone in den noch unverkalkten Knorpel jenseits der Knorpelzellreihen eindringen.

Es wiederholen sich am Epiphysenkern dieselben Vorgänge wie in dem der Diaphyse, jedoch mit dem wesentlichen Unterschiede, daß hier zunächst nur endochondral Knochen abgelagert wird (Fig. 213, *ek*), daß es zu keiner ausgesprochenen Reihenbildung der Knorpelzellen kommt und daß die endochondralen Knochenbälkchen mit ihren Einschlüssen von verkalkter Knorpelgrundsubstanz lange Zeit bestehen bleiben.

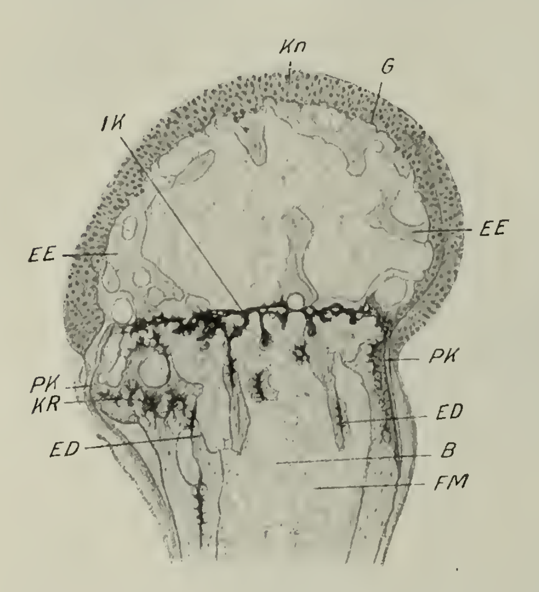


Fig. 214. Verschwinden der Epiphysenfuge. Gelenkköpfchen eines Metacarpus der Außenzehe vom Siebenschläfer (Myoxus intermedius). Pikrinsublimat. Hl.E. *Ik* auf eine dünne verkalkte Knorpelplatte reduzierter Intermediärknorpel; *ED* enchondraler Knochen der Diaphyse; *EE* der Epiphyse; *KR* verkalkte Knorpelgrundsubstanzreste; *PK* perichondraler Knochen; *Kn* Gelenkknorpel; *G* buchtige Grenze zwischen diesem und dem epiphysären Knochen; *FM* Fettmark; *B* Blutgefäße. V. 42.

Zwischen diesem Epiphysenkern und der Ossifikationszone der Diaphyse bleibt aber eine Platte aus hyalinem Knorpel erhalten, der sog. Fugenknorpel (*ZR*).

Er zeigt besonders schön ausgebildete Reihenbildung seiner Zellen gegen die Diaphyse hin und Faserung der längsgerichteten Grundsubstanzbalken.

An seiner Oberfläche geht das Periost der Diaphyse in Perichondrium über; von diesem aus wächst der Knorpel weiter in die Dicke, während das Längenwachstum nunmehr von zwei Punkten aus, also rascher vor sich gehen kann, nämlich vom Fugenknorpel und vom knorpeligen Überzug der Epiphyse aus.

Ersterer bleibt als wesentlicher Hauptherd des Längenwachstums des Knochens lange Zeit erhalten. Endlich stellt aber der Fugenknorpel seine Proliferation ein und wird durch den Verknöcherungsvorgang vollkommen aufgebraucht. Die ganz dünn gewordene verkalkte Knorpelplatte (Fig. 214) wird schließlich durchbrochen, so daß die Markhöhlen der Dia- und Epiphyse sich vereinigen; die Epiphyse bildet an ihren seitlichen Teilen eine dünne perichondrale Knochenrinde aus, die mit dem Knochen der Diaphyse verschmilzt.

Damit hat das Längenwachstum des Knochens sein Ende erreicht. Der knorpelige Überzug der Epiphyse wird zum Gelenkknorpel, dessen tiefste Lage verkalkt; in diese verkalkte Zone greift der endochondral gebildete Epiphysenknochen mit zahlreichen Buckeln (Globulis osseis) ein, so daß Knorpel und Knochen nur durch eine höchst unregelmäßige, grubige Oberfläche miteinander verbunden sind.

Ähnlich wie die Epiphysen verknöchern auch die kurzen Knochen; auch hier tritt zuerst mitten im Knorpel endochondrale Ablagerung und nur ganz zuletzt eine dünne, perichondrale Rinde auf, deren Bildung dort, wo der kurze Knochen eines Knorpelüberzuges bedarf, unterbleibt.

Die Zwickel von verkalkter Knorpelgrundsubstanz bleiben lange erhalten; an manchen Stellen, wie z. B. in der knöchernen Labyrinthkapsel, findet man sie noch beim Erwachsenen, weil das häutige Labyrinth sein Wachstum schon sehr frühzeitig, noch im Kindesalter abschließt.

Bei den ebenfalls zu den kurzen Knochen gerechneten Wirbeln gestalten sich die Verknöcherungsvorgänge etwas verwickelter. Die zuerst verknöchernden Bogen verhalten sich wie Röhrenknochen, d. h. es tritt zuerst die Ablagerung einer perichondralen Knochenkruste auf, und dann folgt erst endochondrale Ablagerung. Dasselbe gilt auch für die Wirbelkörper bei den Säugetieren in der Regel (Fig. 221, *PK*), doch

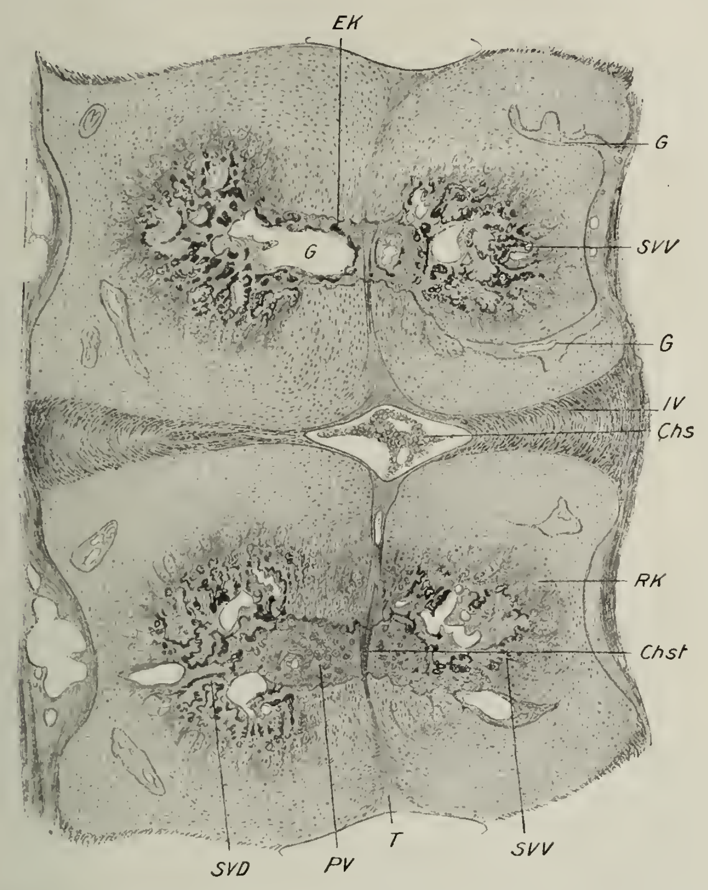


Fig. 215. Medianschnitt durch zwei Wirbel der Brustwirbelsäule eines 17 cm langen menschlichen Embryo. Müllers Fl.-Formalin. Der Chordastrang *Chst* ist der Länge nach getroffen und durchbohrt die primären Verkalkungspunkte *PV*; *T* trichterförmige Erweiterung des Chordastranges beim Übergang in das (geschrumpfte) Chordasegment *Chs*; *IV* Zwischenwirbelbandscheibe noch rein fibrös; *SVD* dorsaler, *SVV* ventraler sekundärer Verkalkungspunkt, in dem bereits Ablagerung enchondralen Knochens (*EK*, schwarz) stattfindet; *G* Blutgefäße. V. 23.

kann ausnahmsweise die endochondrale Knochenbildung der perichondralen vorauseilen; sobald erstere jedoch die Oberfläche erreicht hat, wird eine rasch an Dicke zunehmende perichondrale Knochenrinde gebildet.

Dies ist z. B. der Fall in der Brustwirbelsäule beim Menschen (Fig. 215). Hier tritt zu dem primären Verkalkungspunkt in der Mitte des Wirbelkörpers (*PV*) je ein sekundärer dorsal (*SVD*)) und ventral (*SVV*) davon auf, die mit dem ersteren verschmelzen. In diesen sekundären Kernen findet aber zunächst endochondrale Knochenablagerung statt und erst, wenn diese dorsal und ventral das Perichondrium erreicht hat, setzt perichondrale Knochenbildung ein.

Diese Reihenfolge kann nun auch bei Säugetieren an den Wirbelkörpern bestimmter Regionen beobachtet werden, während in anderen Abschnitten derselben Wirbelsäule die umgekehrte Reihenfolge stattfindet. An den Enden der Wirbelkörper kommt es bei den Säugetieren in der Regel auch zum Auftreten je eines Epiphysenkernes (Fig. 222), was bei den Sauropsiden nur ausnahmsweise der Fall ist.

Die sogenannte metaplastische Ossifikation.

Wenn auch für die Mehrzahl der Knochen, bei deren Entwicklung Knorpelgewebe eine Rolle spielt, die alte metaplastische Anschauung verlassen worden ist, so gibt es doch einige Stellen, für welche von manchen Autoren heute noch eine direkte Umwandlung von Knorpel in Knochen durch Zackigwerden der Knorpelzellen und Verkalkung der Grundsubstanz angenommen wird. Solche Objekte sind der rachitische Knochen, die Geweihe von Hirsch und Reh, die Stirnzapfen der Rinder, das Schlüsselbein und gewisse Teile des Unterkiefers (Kölliker).

Für die beiden letzteren Knochen ist jedoch der Nachweis erbracht, daß zuerst Knochengewebe auftritt und erst sekundär Knorpelgewebe, so daß ersteres nie aus letzterem hervorgehen kann. Wohl aber können in späteren Stadien, wenn das sekundäre, vom primären Knorpel der Skelettanlagen zu unterscheidende Knorpelgewebe aufgetreten ist, direkte räumliche Übergänge des einen Gewebes in das andere zur Beobachtung kommen. Diese können um so leichter genetische vortäuschen, als das primäre Knochengewebe mit seinen großen Zellen und spärlicher Grundsubstanz dem sekundär auftretenden Knorpelgewebe ähnlich sein kann.

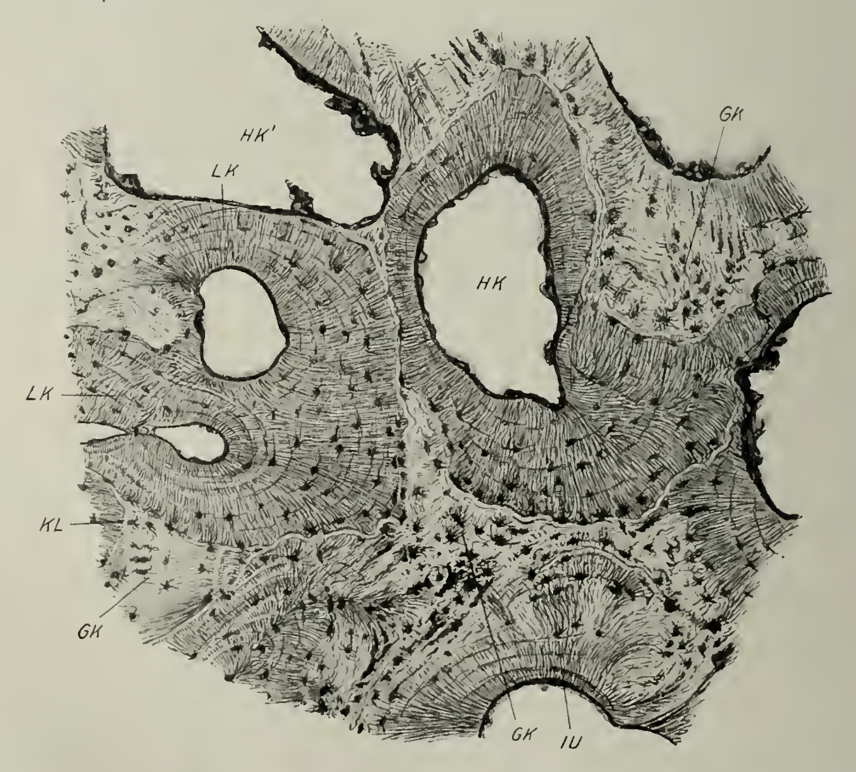


Fig. 216. Aus einem Querschliff durch das Femur eines einjährigen Kindes. Safraninfärbung. Ersatz des geflechtartigen (*GK*) durch lamellären Knochen *LK*; *HK* unregelmäßiger Haversscher Kanal; *HK'* Haversscher Raum; *IU* innere, umfassende Lamellen; *KL* Kittlinie. V. 160.

Die eigentümliche Fähigkeit des Periostes, unter Umständen, offenbar dort, wo ein rascheres Wachstum nötig ist, Knorpel erzeugen zu können, bleibt zeitlebens gewahrt, wie die Bildung von Knorpel zwischen den verwachsenden Bruchenden jedes Röhrenknochens, die sog. Knorpel-Callusbildung zeigt.

Diese sekundären Knorpelbildungen verknöchern dann aber teils nach endo-, teils nach perichondralem Typus, wobei der verkalkte Knorpel zerstört werden kann, ohne überhaupt als Substrat für endochondralen Knochen gedient zu haben.

Auch die verkalkten Sehnen der Vogelfüße hat man hierher gerechnet; doch stellen sie kein echtes Knochengewebe dar, indem in die Kittsubstanz der Sehnenfibrillen einfach Kalksalze abgelagert werden. Allerdings kann in solche verkalkte Sehnen sekundär echter Knochen eingelagert werden, der dann aber stets durch Resorptionslinien vom Sehnengewebe getrennt ist.

Umwandlung des geflechtartigen Knochengewebes in das lamelläre.

Das geflechtartige Knochengewebe des Neugeborenen wird allmählich durch das typische lamelläre des Erwachsenen ersetzt. Dies geschieht in der Weise, daß teils durch die innere Resorption, bei Erweiterung der Markhöhle, geflechtartiges Knochengewebe zerstört und an seiner Stelle lamelläres abgelagert wird (Fig. 216, *IU*), teils durch Resorption auf kleinstem Raume von den Gefäßkanälen aus Haverssche Räume (*HK'*) entstehen, welche sekundär von lamellärem Knochengewebe ausgefüllt werden.

So wird das geflechtartige Gewebe (*GK*) immer mehr auf zwickelartige Ausfüllungen zwischen den neu entstandenen Lamellensystemen (*LK*) verdrängt. Durch immer wieder einsetzende Resorption, welche natürlich auch in das neu gebildete, lamelläre Knochengewebe eingreift, wird schließlich der letzte Rest des geflechtartigen, fetalen Gewebes entfernt und durch lamelläres ersetzt.

Aus diesen Vorgängen erklärt sich der breccienartige Bau des Knochens beim Erwachsenen; dieser Knochen ist eine Neubildung und hat mit dem des Neugeborenen nichts zu tun.

An der Oberfläche wird noch längere Zeit ein an Sharpeyschen Fasern reiches, aber schließlich doch auch lamelläres Knochengewebe abgelagert. Der an Stelle zerstörten, geflechtartigen Knochens abgelagerte lamelläre Knochen ist schon morphologisch leicht von ersterem mit seinen großen, unregelmäßigen, teils konfluierenden Lakunen und zahlreichen Sharpeyschen Fasern zu unterscheiden.

Aber auch im fertigen lamellären Knochen, in dem ja die Resorption und Apposition auf kleinstem Raume zeitlebens fortdauert, wenn auch in abnehmender Stärke und Ausdehnung, ist das neu eingelagerte Knochengewebe vom älteren durch Färbung leicht zu unterscheiden.

An unentkalkten Schliffen färbt es sich lebhaft mit Safranin (Fig. 217) oder Fuchsin rot, während das ältere Gewebe fast farblos bleibt. An entkalkten Schnitten frisch fixierten Knochens (Fig. 193) färbt sich das ältere Gewebe stark mit Delafields Hämatoxylingemisch, das neu apponierte mit Eosin oder Kongorot.



Fig. 217. Aus einem Querschliff durch eine mazerierte Fingerphalanx des erwachsenen Menschen. Safraninfärbung nach Matschinsky. Neu angebildeter Knochen rot. *a* Ausfüllung Haversscher Räume; *aa* oberflächliche Apposition; *b* altes Lamellensystem. V. 42.

So kann man an solchen Präparaten leicht den Gang und das gegenseitige Verhältnis von Abbau und Anlagerung verfolgen.

Bei alten Leuten kommt es immer mehr zur Verengung und schließlich zur gänzlichen Obliteration von Haversschen Gefäßkanälen, was in Verbindung mit der auf Kosten der organischen Substanz zunehmenden Verkalkung eine geringere Widerstandsfähigkeit (Brüchigwerden) der Knochen bedingt.

Wachstum und Formgestaltung der Knochen; innere und äußere, modellierende Resorption.

Das Wachstum des Knochengewebes ist, soweit es für das Wachstum des Knochens als Ganzes in Betracht kommt, ausschließlich ein appositionelles.

Früher hat man aus der Ähnlichkeit des knorpelig angelegten und des fertigen Knochens, ferner aus dem Umstande, daß embryonaler Knochen oft dicht gedrängte, große Zellen besitzt, während im Knochen des Erwachsenen die Zellen viel weiter auseinanderliegen und auch kleiner sind, den Schluß gezogen, daß der Knochen intussuszeptionell wachse. Dabei hat man übersehen, daß die Ähnlichkeit zwischen knorpelig angelegtem und fertigem Knochen weit davon entfernt ist, eine wirklich geometrische zu sein und daß der Knochen des Erwachsenen eine Neubildung ist, die der Hauptsache nach erst auftritt, wenn der embryonale Knochen längst verschwunden ist. Man hat denn auch schon frühzeitig (John Hunter, im 18. Jahrhundert) den experimentellen Beweis für das appositionelle Wachstum des Knochens erbracht.

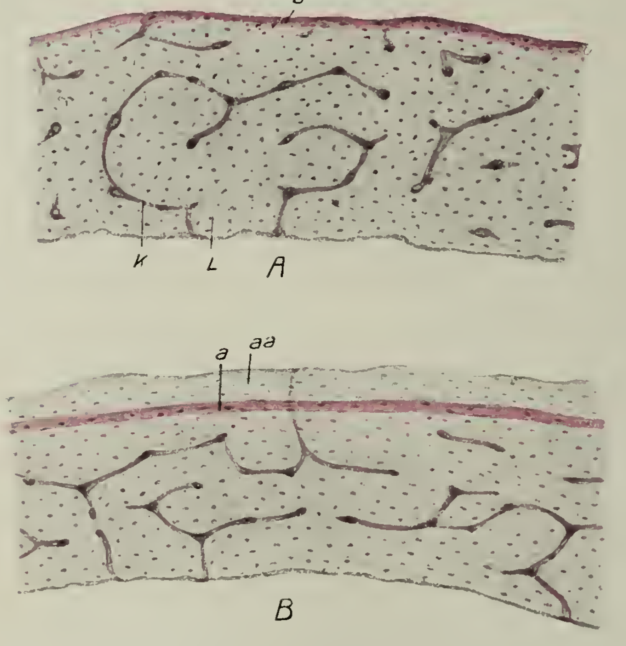


Fig. 218. Querschliffe durch den Oberschenkel zweier Tauben, die beide 8 Tage lang mit Krapp gefüttert worden waren. *A* von der sofort, *B* von der erst 4 Monate hernach getöteten Taube; *a* während der Fütterung apponierte Knochenlage; *aa* die während der 4 Monate nach der Fütterung neugebildete; *L* Lakunen; *K* Gefäßkanäle. V. 110.

Füttert man Tiere durch längere Zeit mit einer Nahrung, der die gepulverte Wurzel von Rubia tinctorum (Krapp, Färberröte) zugesetzt ist, so nehmen hauptsächlich, aber nicht ausschließlich, jene Partien, die während der Krappfütterung angebildet werden, die rote Farbe an, die erst wieder mit der Resorption verschwindet. Tötet man nun die Tiere verschieden lange Zeit nach der Fütterung, dann kann man den Gang von Apposition und Resorption verfolgen. So sieht man z. B. am Humerus der Taube (Fig. 218, *A*) unmittelbar nach längerer Fütterung oberflächlich eine rot gefärbte apponierte Zone, welche bei einem ebensolang gefütterten, aber erst nach Wochen getöteten Tiere (*B*) bereits in die Tiefe gerückt und durch neu aufgelagerten, farblosen Knochen überlagert erscheint. Schließlich kann der rot gefärbte Knochen sogar wieder teilweise oder ganz resorbiert werden.

Auch die Bedeutung des Fugenknorpels für das Längenwachstum hat man schon damals (John Hunter) experimentell nachgewiesen. Wenn man in die Diaphyse wachsender Knochen in genau gemessener Entfernung zwei Elfenbeinstifte eintreibt, so ändert sich diese Entfernung bei weiterem Wachstum nicht. Wenn dagegen ein Stift in die Diaphyse, einer in die Epiphyse eingesetzt wird, so rücken die Stifte beständig auseinander. Dieses Wachstum an den Enden der Röhrenknochen ist auch für den Verlauf der Gefäßkanäle von Bedeutung. Das Periost, welches in der Gegend der Encoche (vgl. S. 176) fest mit dem Knorpel zusammenhängt, wird dadurch, daß die Knorpelgrenze immer mehr in der Wachstumsrichtung von der Mitte der Diaphyse entfernt wird, gleichsam gedehnt und mit ihm die in den Knochen eintretenden Gefäße. Andererseits sind diese im Knochen fixiert, daher wird mit der Zeit ihr Verlauf ein schiefer. Man kann daher aus der Verlaufsrichtung der Gefäßkanäle Schlüsse auf die Richtung des Wachstums ziehen. Beim Erwachsenen liegen die Gefäßkanäle im Humerus absteigend, in den Unterarmknochen aufsteigend; umgekehrt im Femur aufsteigend, im Unterschenkel absteigend. Daraus muß man schließen, daß das obere Ende des Humerus und das von Tibia und Fibula rascher wächst als das untere und umgekehrt, das untere von Femur, Radius und Ulna rascher als das obere Ende dieser Knochen.

Wenn die Resorption während der Entwicklung auch hauptsächlich an den Markhöhle und Gefäßkanäle begrenzenden Innenflächen (Taf. VIII, Fig. 209) oder an der Innenfläche von Knochen, welche wachsende Weichteile umschließen, wie z. B. der Schädelkapsel (Fig. 199, *OK*), der Zahnalveolen, der Orbita, gefunden wird, so kann aus demselben Grunde oder dort, wo es sich um das Zurückdrängen bereits gebildeter Knochensubstanz handelt, auch äußere Resorption auftreten. So ist dies bei den Rippen der Fall, bei welchen schließlich durch die andrängenden Brusteingeweide an der inneren Oberfläche der ganze periostale Knochen resorbiert wird, so daß der enchondrale frei gelegt, ja zum Teil ebenfalls zerstört wird. Daher findet man an Querschnitten durch Rippen älterer Feten und von Kindern außen dicke, periostale Knochenauflagerungen, innen fehlen solche ganz; hier werden die enchondralen Knochenbälkchen mit ihren eingeschlossenen Knorpelgrundsubstanzresten direkt vom Periost überzogen. Etwas ähnliches kann bei der Verknöcherung der Phalangen, an deren dorsalem Umfange stattfinden (Taf. VII, Fig. 208).

Ein ausgezeichnetes Beispiel für die modellierende Tätigkeit der Resorption ist auch der Unterkiefer. Der in der ersten Anlage fast horizontal liegende Ramus mandibulae erfährt seine Aufrichtung durch energische Apposition am Angulus und der hinteren Fläche des Processus condyloides, während am vorderen Rande des Proc. coronoides und in der Inzisur lebhafte Resorption stattfindet. Dadurch rückt der Proc. coronoides immer mehr zurück, was ja zur Aufnahme der in größerer Zahl sich entwickelnden Zähne notwendig ist. An der Spitze des Proc. coronoides findet aber lebhafte Apposition statt, wodurch er an Höhe zunimmt.

Im einzelnen ist der Wechsel von An- und Abbau viel komplizierter, findet oft an derselben Stelle statt, aber diese beiden Vorgänge bewirken ganz allein die endliche Formgestaltung der Knochen.

Entwicklung der Synchondrosen und Gelenke.

Bei den Säugetieren und Fischen werden die Wirbelkörper durch einen eigentümlichen Bandapparat, bei den Sauropsiden durch Gelenke verbunden.

Die Entwicklung der Wirbelkörper geht um die Chorda dorsalis herum vor sich. Diese stellt auch beim Menschen zunächst einen gleichmäßig dünnen Strang dar, der aus isolierbaren Zellen besteht und an seiner Oberfläche nur ein dünnes Häutchen, statt einer faserigen Scheide, differenziert. Zu beiden Seiten dieses Stranges reihen sich hintereinander die Ursegmente (Urwirbel) an, deren innerer Teil sich auflockert

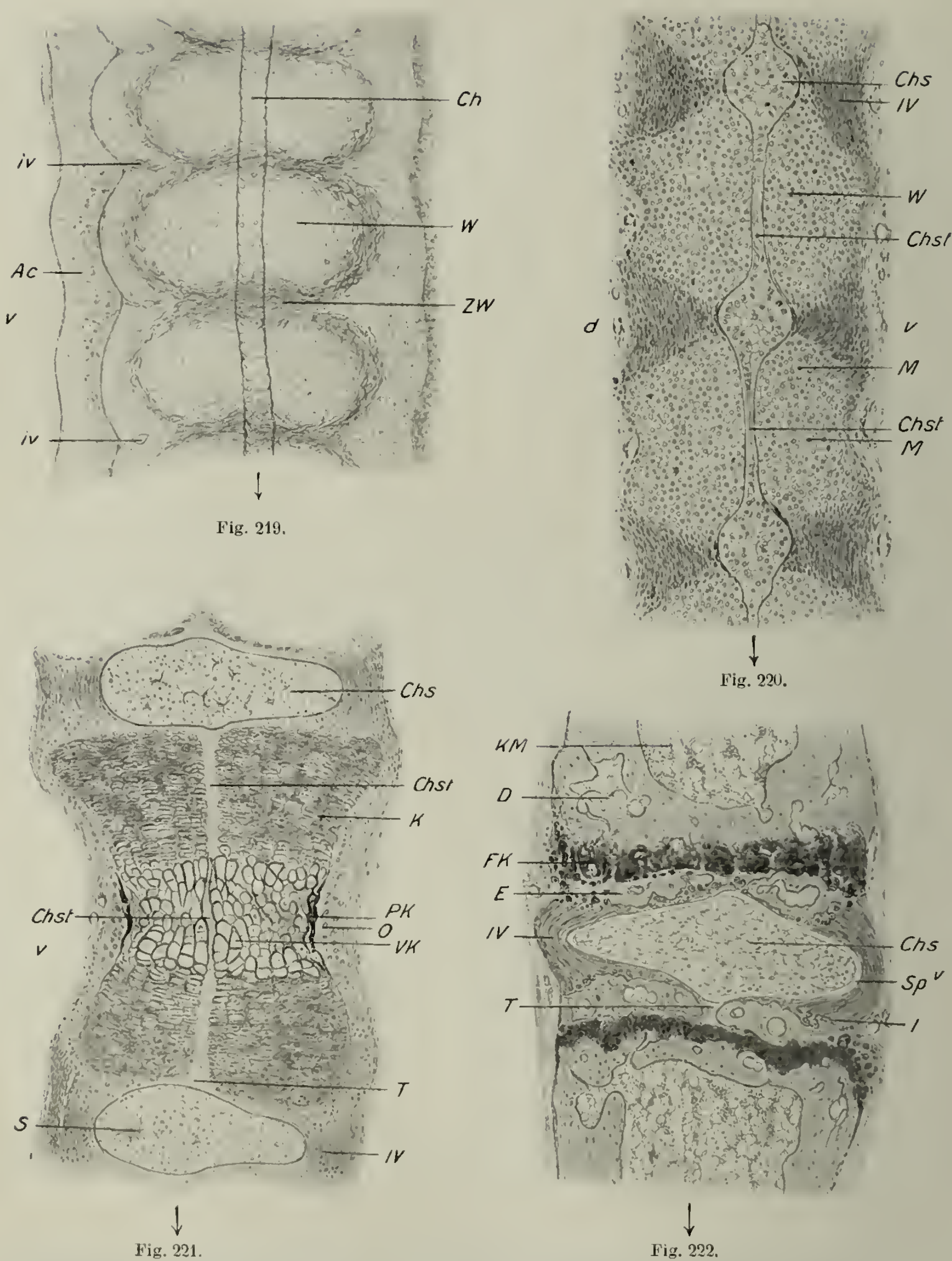


Fig. 219. Fig. 220. Fig. 221. Fig. 222.

Fig. 219 bis 222. Vier Stadien der Wirbelkörperentwicklung. Schwanz der Maus. Medianschnitte. *v* Ventral. Der Pfeil zeigt gegen die Schwanzspitze. Fig. 219. Embryo, 10 mm lang. Flemmings Gem., ungefärbt. *Ch* Chorda dorsalis; *W* Wirbelkörper; *ZW* Anlage des Zwischenwirbelbandes; *Ac* Art. caudalis; *iv* intervertebrale Gefäßäste. V. 110. — Fig. 220. Embryo, 16 mm lang. Kochsalzsublimat. Delafields H., E. *Chs* Intervertebrale Chordaanschwellung (Chordasegment); *W* Wirbelkörper, knorpelig; *IV* Zwischenwirbelband; *Chst* intravertebraler Chordastrang; *M* Mitosen. V. 110. — Fig. 221. Einwochige Maus. Zenkers Fl. *PK* Perichondrale Knochenlamelle; *O* Osteoblasten; *VK* verkalkter Knorpel; *K* unverkalkter Reihenknorpel; *T* trichterförmige Erweiterung des Chordastranges gegen das Chordasegment; *S* Schleim zwischen den Chordazellen. V. 70. — Fig. 222. Einjährige Maus. *D* Knöcherne Wirbeldiaphyse; *KM* Knochenmark; *FK* Fugenknorpel; *E* Epiphysenknochen, bei *T* vom Rest des Chordastranges durchbohrt; *Sp* Spaltraum; *I* Einstrahlung des Zwischenwirbelbandes in die Epiphyse. V. 42.

und schließlich die Chorda umwächst, während der äußere größtenteils zur Muskulatur wird. Dadurch, daß die Segmentierung der Wirbelkörper nicht jener der Ursegmente entspricht, vielmehr jeder Wirbelkörper aus der vorderen Hälfte eines und aus der hinteren Hälfte des kranial benachbarten Sklerotoms entsteht, gelangen die Muskel sofort an ihre wirksamen Ansätze.

Das ursprüngliche Mesenchym verdichtet sich um die Chorda durch fortgesetzte Zellteilung zu einem dichtzelligen Gewebe, das sich dort, wo die Wirbelkörper entstehen, bald aufhellt (Fig. 219), indem die Zellen größer werden, zunächst prochondrale und dann protochondrale Substanz zwischen sich bilden und so auseinandergedrängt werden.

Dieser Verknorpelungsvorgang ist mit einem erhöhten Wachstumsdruck verbunden, durch welchen die Chordazellen größtenteils in die intervertebralen Abschnitte verdrängt, ausgepreßt werden. Dadurch und durch selbständiges Wachstum (mitotische Zellvermehrung) dieser intervertebralen Chordasegmente nehmen sie das Aussehen spindelförmiger Verdickungen (Fig. 220) und die ganze Chorda ein perlschnurförmiges Aussehen an. Der den knorpeligen Wirbelkörper durchziehende Strang (intravertebraler Chordastrang) (*Chst*; siehe auch Fig. 215) wird bei der folgenden Verknöcherung zerstört. Sein trichterförmig erweiterter Übergang zur intervertebralen Chordaanschwellung kann aber als zellenlose Partie noch die Epiphysen durchsetzen (Fig. 222, *T*).

Das Gewebe zwischen den Wirbelkörpern wandelt sich an der Oberfläche in gekreuzte, konzentrische Faserzüge um, welche den Anulus fibrosus bilden, während die inneren Teile zu Bindegewebsknorpel werden, welcher die Chordaanschwellung umschließt.

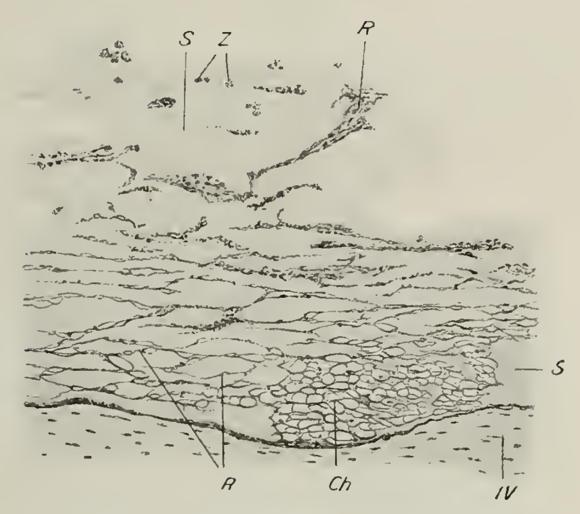


Fig. 223. Ein Teil des Chordasegmentes in der Zwischenwirbelbandscheibe vom Neugeborenen. Alk. Form. Mucikarmin-Gallustinte. *IV* knorpeliges Gewebe der Zwischenwirbelbandscheibe, das in der Umgebung des Chordasegmentes bereits Erweichungserscheinungen zeigt, aber noch scharf von ihr getrennt ist. *Ch* blasige Chordazellen, teilweise noch in geschlossener Anordnung, teilweise durch Schleimmassen (*S*) zu Retikulum (*R*) umgewandelt, teils in einzelne Zellen zersprengt (*Z*). V. 70.

Eine solche ist auch beim Menschen unmittelbar nach der Geburt in jeder Zwischenwirbelbandscheibe als scharf begrenztes Chordasegment vorhanden, das aber bald, zum Teil sicher unter dem Einflusse des aufrechten Ganges, eigentümliche degenerative Veränderungen erfährt. Durch das Auftreten anscheinend schleimhaltiger Flüssigkeit zwischen den blasigen Zellen (Fig. 223, *S*), werden diese zersprengt und teilweise zusammengedrückt zu dünnen und breiten Netzsträngen (Chordaretikulum). Die schleimigen Massen verdichten sich immer mehr zu Scheidewänden, welche größere Ballen von Chordazellen gegeneinander abgrenzen (Fig. 224), innerhalb welcher aber einzelne Zellen oder kleinere Gruppen von solchen wieder durch schleimig-körnige Detritusmassen, die z. T. durch Einschmelzung von Chordazellen entstehen, gesondert erscheinen.

Dieses weiche Gewebe wird später von seiten des umgebenden, ebenfalls weichen Faserknorpels durchsetzt, zersprengt und noch weiter verflüssigt. So entsteht ein

eigentümliches Mischgewebe, teils aus Chordaresten (Fig. 225, *Ch*) und schleimig-körnigen Massen, teils aus abgesprengten Knorpelteilen, die durch besonders dicke Höfe oder Kapseln (*ZT*) ausgezeichnet sein können. Es erfüllt als gallertiger Kern, Nucleus pulposus, eine Art rudimentärer Gelenkhöhle in der Zwischenwirbelbandscheibe und kann gleichsam als deren Gelenkschmiere aufgefaßt werden.

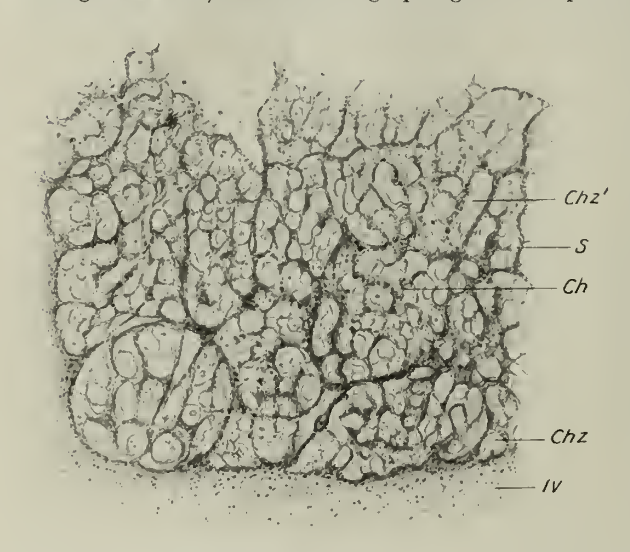


Fig. 224. Ein Teil des Chordasegmentes aus der Zwischenwirbelscheibe einer Neunzehnjährigen. Müllers Fl. Mallory. *IV* verschleimender Zwischenwirbelknorpel; *Ch* vom Chordasegment abstammender Teil; *Chz* isolierte und ringsum von schleimigen Massen umgebene blasige Chordazellen; *Chz'* mehrere solcher Zellen noch zusammenhängend (Reste des Retikulums); *S* schleimige Scheidewände, welche die größeren Gruppen begrenzen. V. 70.

Bei der **Entwicklung wahrer Gelenke** tritt die Gelenkhöhle ebenfalls erst sekundär auf.

Die ursprüngliche Anlage der knorpeligen Skeletteile erfolgt in einem ganz kontinuierlichen Übergangsgewebe; doch sind die Anlagen der Gelenke schon zur Zeit, wo die ersten präparatorischen Veränderungen im Knorpel beginnen, deutlich als dichtere Bindegewebsmassen, welche die Knorpelenden einheitlich verbinden, erkenntlich. Sie stellen dichtzellige Scheiben mit verdickten Randteilen zwischen den Knorpelenden dar, welche außen noch kontinuierlich vom Perichondrium überzogen werden. Während dieses bei den Fingergelenken z. B. (Taf. VI, Fig. 200) am distalen Knorpelstück, welches zum Träger der Gelenkpfanne wird, direkt in den Knorpel einstrahlt (bei *Sp*), ist am zukünftigen Gelenkköpfchen der Umschlagsrand der Gelenkkapsel bereits durch die eigentümliche Lagerung der Kerne ersichtlich (*U*).

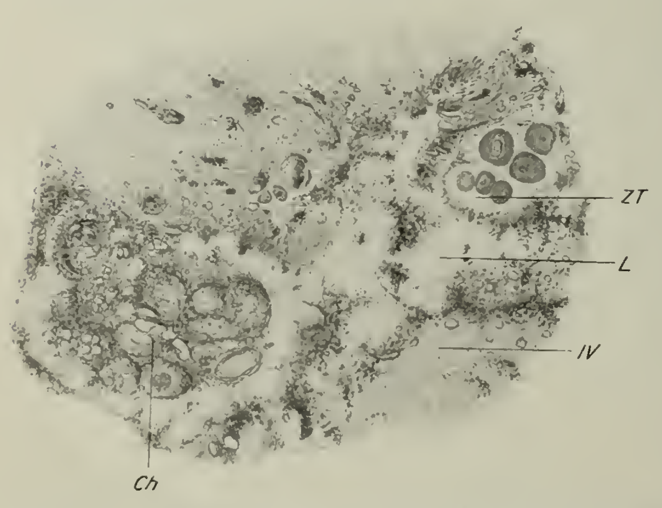


Fig. 225. Aus dem Nucleus pulposus einer 28jährigen. Formalin-Alkohol. *Ch* Chordarest mit größtenteils ganz degenerierten Zellen; *ZT* durch den Verschleimungsprozeß und Druck isolierte Zellterritorien des Knorpels; *IV* Zwischenwirbelscheibe; *L* Lücken mit schleimigem Detritus. V. 160.

In diesem dichtzelligen Zwischenknorpelgewebe treten durch Lockerung der Elemente nun Spalten auf. Bei Gelenken, in denen sich Menisken bilden, wie im Unterkiefer- und Kniegelenk, tritt ein Spalt jederseits der dichten Zwischenknorpelmasse auf, und diese selbst wird zum

Meniskus. Bei den einfachen Gelenken wird das dichtzellige Gewebe in die Bildung des Knorpels einbezogen und verschwindet auf diese Weise bis auf einspringende Zwickel (Taf. VI, Fig. 201, *B*), aus welchen sich zum Teil Sesamknoten entwickeln können. Der einfache Spalt setzt sich um die beiden Gelenkenden zwischen Perichondrium und einer äußeren Faserlage, die zur fibrösen Gelenkkapsel wird, fort bis zu dem präformierten Umschlagsrande dieser.

Erst später lockert sich die innere Oberfläche zu einer gefäßreichen Haut, der Synovialis, auf, die sich mit einem Endothel überzieht, das eine sekretorische Funktion zeigt und flüssige Teile der Synovia (Gelenkschmiere, Arthrosmegma) absondert. Dieses Endothel reicht bis an die Seitenränder des Gelenkknorpels, nicht aber auf dessen Oberfläche. Unter dem Endothel kommen reichliche Blutkapillaren, später auch Lymphgefäße zur Entwicklung. Weiterhin treten an der Oberfläche der Synovialis zottenartige Erhebungen auf, die in ihrem Inneren auch Fettzellen oder blasige Stützzellen einschließen können und als Gelenkzotten in die Gelenkhöhle ragen.

Die den Gelenkspalt begrenzende, oberflächlichste Knorpelschichte nimmt das Aussehen typischen Hyalinknorpels an, d. h. seine Zellen runden sich ab, umgeben sich mit Kapseln und werden retraktil. Die unmittelbar darunter gelegenen Knorpelschichten, in welchen lange Zeit das expansive Wachstum fortdauert, bestehen aus kapsellosen, nicht retraktilen, verästelten Zellen in einer reichlichen Grundsubstanz von fein fibrillärem Bau.

3. Das Muskelgewebe.

Das Muskelgewebe unterscheidet sich von den bisher besprochenen vegetativen Geweben, ebenso wie das Nervengewebe, histologisch dadurch, daß seine Elemente nicht für sich allein sondern nur in Verbindung mit bindegewebigen Elementen vorkommen. Man kann daher diese höheren, animalen Gewebe, welche Bewegungs- und Innervationsvorgänge vermitteln, als gemischte Gewebe bezeichnen.

Die charakteristischen Elementarteile des Muskelgewebes sind vorzüglich in einer Richtung verlängerte Gebilde zelliger Herkunft, welche auf Reize ihre Form unter gleichzeitiger Leistung von Arbeit verändern.

Man bezeichnet diese kontraktilen Elemente als Muskelzellen oder Muskelfasern; ihre morphologischen Eigenschaften sind außerordentlich mannigfach und stehen in Beziehung zur funktionellen Leistung. Ganz allgemein bestehen alle Muskelfasern aus kontraktilen Fibrillen (Myofibrillen, Myonemen), welche durch eine eigentümliche Kittsubstanz, das Sarkoplasma, zu faserigen Gebilden höherer Ordnung verbunden sind. Diese stellen unter Hinzutritt von Kernen und bindegewebigen Hüllen endlich jene Teile des tierischen Körpers dar, welche wir als Muskeln kurzweg bezeichnen.

Bei den Wirbeltieren pflegt man glatte und quergestreifte Muskelfasern zu unterscheiden.

Die glatten (oder organischen) Muskelfasern

gehören dem Sympathikusgebiete an und sind der Willkür nicht unterworfen.

Sie finden sich in der Haut weit verbreitet als Arrectores pilorum, im Warzenhof, in der Tunica dartos, an den Schweißdrüsen, im Inneren des Auges, in der hinteren Wand der Trachea, in den Bronchien bis zu den feinsten Verzweigungen, in der Wand des Darmkanales, vom mittleren Drittel der Speiseröhre beginnend, bis zum Anus, in der Wand der Gallenblase, des Ductus hepaticus und seiner Äste, des Ductus pancreaticus, der Blut- und Lymphgefäße, in der Milz, in den ableitenden Harnwegen, von den Nierenkelchen begonnen, bis in die Schleimhaut der Harnröhre, in den Corpora cavernosa, in der Prostata, um die Bulbourethraldrüsen, in der Albuginea des Hodens,

in den Samenblasen und im Samenstrang, im Eileiter, Uterus, der Vagina und den breiten Mutterbändern.

Die glatten Muskeln bestehen aus einkernigen Zellen (kontraktilen Faserzellen: Kölliker) von spindel- oder bandartiger Gestalt mit zugespitzten oder auch gegabelten Enden (Fig. 226, *1*).

Ausnahmsweise können die Zellen auch verästelt sein und durch Anastomosen Netze bilden; so z. B. in der Wand der großen Gefäße (*2*) oder sehr schön in jener der sog. Giftdrüsen der Urodelen (*3*).

Fig. 226. Verschiedene Formen glatter Muskelzellen. *1* Aus der Darmmuskulatur des Pferdes, durch Zerzupfen in Müllers Flüssigkeit erhärteter Muskeln isoliert; *a* von der Fläche; *b* im Profil. V. 270 (S). *2* Aus der Wand der Aorta vom Menschen, frisch isoliert. V. 740. *3* Aus der isolierten Muskelwandung einer Giftdrüse vom Salamander. Die feinen Fädchen an der Oberfläche entsprechen Fältchen der einschließenden Haut. V. 160.

Die kürzesten dieser Zellen finden sich an ersterer Stelle (22 μ); weiter in der Wand der Schweißdrüsen (34 bis 90 μ); die längsten im Darm (0,15—0,5 mm) und im schwangeren Uterus, wo sie bis über $^1/_2$ mm erreichen können. Jede dieser Zellen besitzt in der Mitte oder manchmal auch gegen ein Ende verschoben einen Kern, der bei den kurzen Fasern von rundlicher oder ovaler, bei den langen von nahezu stäbchenförmiger Gestalt ist und dann eine Länge von 15—20 μ bei 2 bis 3 μ Dicke erreicht. An stark gedehnten Fasern ist auch der Kern länger, an stark kontrahierten passiv in wellige Biegungen gelegt, oft wie in einer Vakuole gelegen (Fig. 230). Seitlich vom Kern, meist nahe seiner Mitte, ist ein doppeltes Zentriol nachgewiesen worden. Die Fibrillen sind nicht immer gleichmäßig im Zelleib verteilt und deutlich nur an gut fixierten und nicht kontrahierten Fasern oder Faserabschnitten (Fig. 227, und 228*f*) zu sehen. Querschnitte durch glatte Muskeln zeigen vorwiegend kernlose, kleinste und größere, durch gegenseitigen Druck oft polygonale Felder, zwischen denen die größten mit einem kreisrunden oder ovalen Kernquerschnitt eingestreut sind (Fig. 227 und 229).

In den einzelnen Faserquerschnitten können die Fibrillen eine gleichmäßige Punktierung hervorrufen oder eine unregelmäßige gröbere Felderung, wenn die Fibrillen in kleineren Gruppen, sog. Muskelsäulchen, angeordnet sind.

Bei manchen Tieren sind die Fibrillen randständig, während die Mitte von Sarkoplasma eingenommen wird, so daß am Querschnitt das Bild hohler Faserzellen entsteht (Mollusken, Würmer; bei letzteren stellen die Muskelzellen außerdem breite, bandartige Bildungen dar, an denen die Fibrillen oberflächlich differenziert sind, während eine seitlich anhängende Sarkoplasmamasse, die manchmal

[bei Cestoden und Trematoden] einen hohen Grad von Selbständigkeit erlangen kann, den Kern enthält. Diese Anordnung verdient als fixiertes ontogenetisches Entwicklungsstadium besonderes Interesse).

Die Fibrillen sind das eigentlich kontraktile Element und sind positiv einachsig doppelbrechend wie leimgebende Fibrillen, doch wird diese Doppelbrechung durch Phenole nicht umgekehrt (v. Ebner, 1894). Das Sarkoplasma zwischen den Fibrillen enthält feinste und gröbere Körnchen, die meist um den Kern angeordnet sind und wahrscheinlich aus Lezithin bestehen. In manchen Fällen enthält das Sarkoplasma auch Pigmentkörnchen.

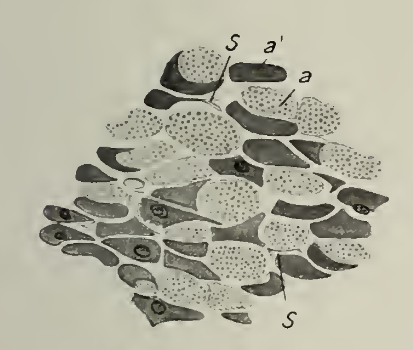


Fig. 227. Glattes Muskelbündel aus dem Katzendarm, in gesättigter wässeriger Sublimatlösung fixiert, am Querschnitt. *a* nicht verdichtete Faserquerschnitte mit deutlicher Fibrillenpunktierung; *a'* verdichtete (homogene, stärker lichtbrechende und färbbare) Faserquerschnitte; *S* Zwischengewebe. V. 700 (S.).



Fig. 228. Eine frisch isolierte Faser aus der Darmmuskulatur vom Pferd mit Verdichtungsknoten; bei *k'* ein solcher, der nicht den ganzen Querschnitt betrifft; *n* Kern; *f* Fibrillen und Sarkosomen. V. 316 (S.).

Chemisch bestehen die glatten Muskelzellen hauptsächlich aus Globulinen, die durch ihre leichte Gerinnbarkeit (von 45° aufwärts), Löslichkeit in Salzen, Fällbarkeit in Wasser ausgezeichnet sind. Außerdem enthalten die Faserzellen Extraktivstoffe (Sarcin, Xanthin), Kohlehydrat (Glykogen), Fleisch-Milchsäure, dagegen keine kollagene Substanz.

Die glatten Muskelzellen lassen sich im frischen Zustande nur an wenigen günstigen Objekten (Darmmuskulatur von Pferd, Ratte), dann aber als vollkommen glattrandige Gebilde, isolieren; meist sind sie so fest verbunden, daß man beim Zerzupfen nur lange, bandartige Bündel isoliert, die man in älterer Zeit auch für die Elementarteile der glatten Muskeln gehalten hat.

Dagegen gelingt die Isolation der Zellen leicht in starker (35%iger) Kali- oder Natronlauge, in der die Zellen dann aber auch, wegen der nun eingetretenen Löslichkeit in Wasser, untersucht werden müssen, oder in 20%iger NHO_3; kon-

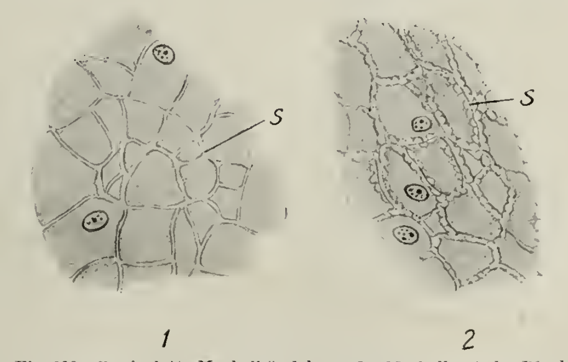


Fig. 229. Zwei glatte Muskelbündel aus der Muskelhaut des Pferdedarms im Querschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *1* zeigt die Fasern ungeschrumpft, das Zwischengewebe *S* erscheint wie eine Kittsubstanz. In *2* die Fasern geschrumpft (retrahiert) wodurch die Membranellen *S* und scheinbare Interzellularbrücken zwischen ihnen sichtbar werden. V. 1100 (S.).

zentrierte Salpetersäure in Verbindung mit Kali chloricum eignet sich besonders zur Isolation der verästelten Zellen in den Gefäßwänden.

An isolierten Fasern sind nicht selten knotige Verdickungen, oft in großer Anzahl, zu sehen, welche stark lichtbrechend, homogen und stark färbbar erscheinen (Fig. 228). Massenhaft entstehen sie bei der Fixation lebender glatter Muskeln oder wenn man solche mit heißem Wasser behandelt. An Längsschnitten können solche Muskeln dann wie unregelmäßig quergebändert erscheinen, indem die glänzenden Verdickungen in benachbarten Fasern vielfach in gleicher Höhe auftreten.

Es handelt sich hier teils um echte Kontraktionswülste, ablaufende Kontraktionswellen, teils um sog. Verdichtungsknoten, atypische Kontraktionen, die mit einer Verringerung des Volumens einhergehen (Schrumpfkontraktionen, Exner). Wo diese Verdichtungen sehr enge und zart sind, können sie sogar eine Querstreifung der einzelnen Faser vortäuschen. An Querschnitten (Fig. 227) können solche Knoten bei hoher Einstellung hell glänzende, auch stärker färbbare Fasern, zwischen den übrigen, deutlich fibrillären vortäuschen. Wo die Verdichtung nicht durch die ganze Dicke der Faser geht, erscheint ein Teil des Querschnittes punktiert, der andere homogen.

Verbindung der glatten Muskelfasern untereinander. Die glatten Muskelzellen legen sich entweder zu dünnen, netzförmig zusammenhängenden Bündelchen zusammen, zwischen denen reichlich Bindegewebe eingelagert ist, wie z. B. in der Harnblase des Frosches, in manchen Gefäßwänden, im Musculus ciliaris des Auges; an manchen Stellen können sogar einzelne Fasern zerstreut im Bindegewebe liegen, wie z. B. im Ductus deferens. Oder sie können, dicht aneinander geschlossen, hautartige Lagen, wie z. B. in der Darmmuskulatur, oder kompakte Massen, wie z. B. im Uterus, bilden. Aber auch in diesen Fällen werden durch eindringende gröbere oder feinere Bindegewebssepten, welche elastische Fasern, Nerven und Gefäße führen, größere und kleinere Bündel abgegrenzt.

Wo die Fasern dicht aneinander liegen, sind sie durch zarteste Häutchen verbunden, welche immer zwei benachbarten Fasern gemeinsam sind, also ein Wabenwerk darstellen, in dessen Lücken die Fasern eingescheidet sind.

Dieses Wabenwerk hängt unmittelbar mit den stärkeren, fibrillär gebauten Bindegewebssepten zusammen und verhält sich auch färberisch wie diese.

An Querschnitten, die mit Pikrofuchsin gefärbt wurden, treten diese zarten Membranellen als rotes Maschenwerk zwischen den gelb gefärbten Faserquerschnitten hervor. Im ungefärbten Zustande oder bei der gewöhnlichen Hämatoxylin-Eosinfärbung machen sie den Eindruck einer Kittsubstanz (Fig. 229, *1*).

Die kontrahierten Fasern können innerhalb dieser Hülle sich retrahieren, indem sie sich entweder ganz loslösen oder unter Ausziehung leistenförmiger Fortsätze, die mit den Membranellen in Zusammenhang bleiben. Am Querschnitt entsteht dann das täuschende Bild von Interzellularbrücken zwischen den Muskelzellen, besonders, wenn die trennenden Membranellen ungefärbt sind (Fig. 229, *2*).

Auch an Längsschnitten kann ein solches Trugbild zustande kommen, und zwar auf zweierlei Weise. Entweder die Fasern retrahieren sich so, daß sie eine quer gerunzelte, zackige Oberfläche bekommen statt der kanellierten; dann können am Längsschnitt die Zacken Interzellularbrücken vortäuschen. Oder es werden durch die Verkürzung der Fasern bei der Kontraktion, die stets bei Behandlung mit rasch abtötenden Fixierungsmitteln eintritt, die Längsmembranellen passiv in Querfalten gelegt, welche besonders an sehr dünnen Schnitten quere, brückenartige Verbindungen zwischen den längs getroffenen Zellen vortäuschen können.

Wenn das Zwischengewebe zwischen den kontrahierten Fasern reichlicher ist, wie z. B. in den Muskelschichten der Nabelstranggefäße (Fig. 230), dann stellt es ein zwischen den Längsmembranellen ausgespanntes queres Häutchenwerk dar (Quermembranellen), welches vielfach von Lücken durchbrochen ist, eigene Kerne und auch Fäserchen, teils kollagener, teils elastischer Natur, beigemischt enthalten kann.

Die glatten Muskelzellen sind in der Längsrichtung in einer nicht ganz aufgeklärten Weise fester miteinander verbunden als in der queren, weshalb man aus glatten Muskeln, wie schon erwähnt wurde, leicht Bündel und Bänder, entsprechend der Längsrichtung, isolieren kann. An einzelnen Stellen gehen sie in elastische Sehnen über, so in der Luftröhre, in der Haut der Vögel.



Fig. 230. Kontrahierte, glatte Muskelfasern mit reichlichem Zwischengewebe am Längsschnitt. Aus der Wand eines Nabelstranggefäßes vom Kind. Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin. *k* Kerne im Zwischengewebe; *mk* Kerne der Muskelfasern, durch die Kontraktion verbogen. V. 270. (S.).

Die quergestreiften Muskelfasern

pflegt man auch als Skelettmuskelfasern zu bezeichnen, da bei Mensch und Wirbeltier die Skelettmuskulatur aus quergestreiften Fasern besteht. Weiter finden sich aber solche, unabhängig vom Skelett, in der Zunge, im Kehlkopf, Schlund, im oberen Drittel des Ösophagus, an den Genitalien (bulbo-, ischiocavernosus, cremaster), in den runden Mutterbändern; die mimische Gesichtsmuskulatur, die Augen- und Ohrenmuskeln bestehen aus ihnen.

Bei Tieren sind sie vielfach weiter verbreitet (im Darm mancher Fische, in der Haut, an Blut- und Lymphgefäßen, im Inneren des Auges der Vögel); bei Arthropoden (Insekten, Krebsen) finden sich durchaus nur quergestreifte Muskeln. Andererseits entbehren die Mollusken solcher, mit wenigen Ausnahmen (Zungenbulbus mancher Schnecken, Schließmuskel der Muscheln), vollkommen.

Die quergestreiften Muskelfasern des Herzens erfordern als eigener Typus eine gesonderte Besprechung.

Die faserige Struktur der quergestreiften Muskeln erkennt man schon mit freiem Auge an jedem guten anatomischen Präparat, und ebenso gelingt es leicht, nach Ablauf der Totenstarre die Fasern mechanisch zu isolieren. Lebensfrische Muskeln werden zu diesem Zwecke am besten vorher gekocht.

Die isolierten Fasern stellen scharf begrenzte, drehrunde Fibrillenbündel von verschiedener Dicke und Länge dar. Erstere schwankt beim Menschen zwischen 9—100 μ und hängt mit einer Reihe von Umständen zusammen; zunächst mit der Art der Leistung. Je spezialisierter und präziser die Muskeln arbeiten, desto dünner sind ihre Fasern (Augenmuskeln), während Muskeln, die nur grobe, motorische Arbeit zu leisten haben, wie z. B. die Muskeln des Unterschenkels beim Menschen, die dicksten Fasern besitzen. Muskeln mit dünneren Fasern besitzen auch einen lebhafteren Stoffwechsel und reichlichere Innervation als dickfaserige. Aber auch das Alter, der Ernährungszustand, die Übung [1]) und die Totenstarre sind von Einfluß auf die Faserdicke. Die Länge der Fasern kann bei kürzeren Muskeln der ganzen Länge des Muskels entsprechen, über 12 cm betragen (Froriep).

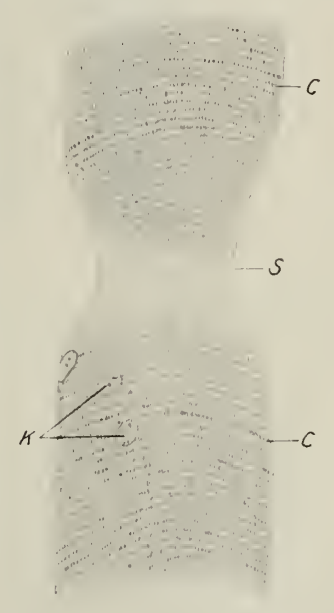


Fig. 231. Stück einer frischen Skelettmuskelfaser vom Menschen. Der kontraktile Inhalt beim Zupfen mit den Nadeln durchgequetscht, das Sarkolemm erhalten. *C* Kontraktionsstreifen; *K* oberflächlich gelegene Kerne; *S* Sarkolemm. V. 380.

1) Für den M. biceps eines besonders kräftigen Monteurs fand Hauck eine Faserdicke von 70,2 μ, während sie beim marantischen Greis nur 29,7 μ betrug. Während der Totenstarre nehmen die Fasern beträchtlich an Dicke ab.

Die Längsstreifung kann bald sehr deutlich hervortreten, besonders an Fasern, bei denen zwischen den Fibrillen und Fibrillengruppen Längsreihen glänzender Körnchen (interstitielle Körnchen, [Kölliker], Sarkosomen), eingelagert sind; bald ist sie kaum wahrnehmbar. In letzterem Falle ist dann gewöhnlich eine Querstreifung deutlich zu sehen, indem stärker und schwächer lichtbrechende Querlinien regelmäßig abwechseln. Das Bild, welches diese Querstreifung bei hoher Einstellung bietet, kehrt sich bei tiefer um.

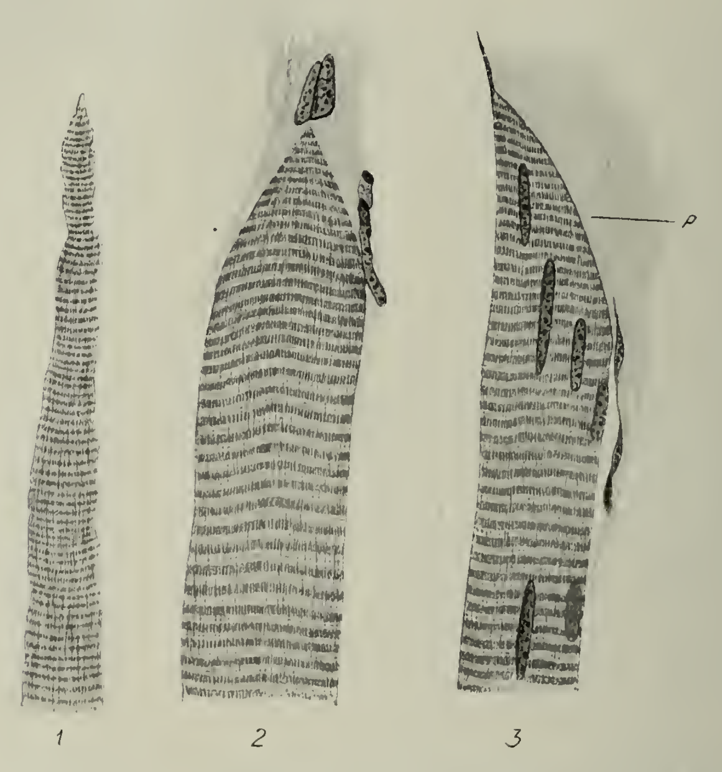


Fig. 232. Verschiedene Formen natürlicher Enden von Skelettmuskelfasern. *1* Fein zugespitztes Ende aus dem Inneren eines Muskels vom Ochsen; *2* kegelförmiges Ende am Sehnenansatz vom Axolotl; *3* schuhförmiges Ende einer schräg ans Perichondrium (*P*) ansetzenden Muskelfaser von Myxine. V. 500.

An Stellen, wo die Faser bei der Isolation mit der Nadel zerrissen wurde (Fig. 231), kann man gelegentlich eine zarte, schlauchartige Hülle, das Sarkolemma, wahrnehmen, welches im normalen Zustande der Oberfläche der Faser fest anhaftet.

Schließlich kann man auch noch blasse, spindelförmige oder ovale Gebilde, über die Faser zerstreut, sehen, welche bei Essigsäurezusatz an der frischen Faser deutlich als Kerne hervortreten.

Im Leben sind die Fasern so weich, daß schon die Schwere einen Einfluß auf ihre Form ausüben kann. Am fixierten Präparate hängt die Form von den Druckverhältnissen der Umgebung ab; gewöhnlich platten sich die Fasern in erhärtenden Flüssigkeiten oder beim Trocknen gegenseitig zu prismatischen Formen ab. Kontrahierte Fasern behalten meist zylindrische Form.

Die Fasern endigen gewöhnlich zugespitzt (Fig. 232, *1*), kegelförmig (*2*), besonders wo sie, wie das bei sehr langen Muskeln vorkommt, im Inneren des Muskels ihr Ende

finden oder bei parallelfaserigen Muskeln an den Sehnenansätzen; wo aber die Richtung der Sehne mit der der Muskelfaser nicht zusammenfällt, kommen abgeschrägte Enden vor (*3*).

An manchen Stellen, so in der mimischen Gesichtsmuskulatur und in der Zunge, kommen auch gegabelte bis reich verästelte Enden vor (Fig. 233).

Netzförmige Anastomosen, welche die Herzmuskelfasern auszeichnen, sind auch an Skelettmuskeln beschrieben worden (Schiefferdecker, Thoma). Ein solches Vorkommen, das seine Erklärung in einer unvollkommenen Längsspaltung von Fasern (s. Entwicklung) finden würde, kann aber einwandfrei nur an Isolationspräparaten, nicht an Schnitten nachgewiesen werden. Bei Arthropoden kommen Muskelnetze (am Darm und an den Geschlechtsorganen) zweifellos vor.

Das Sarkolemm ist ein anscheinend homogenes, sehr elastisches Häutchen, das aber nicht aus elastischer Substanz besteht. Es wird deutlich als schlauchförmige Hülle an Fasern, deren kontraktiler Inhalt sich retrahiert hat; besonders nach Fixierung mit 0,25 %iger Palladiumchloridlösung. Auch in gesättigter Lösung von Ammoniumkarbonat oder stark verdünnter Kochsalzlösung hebt es sich blasenförmig ab. Es ist widerstandsfähig gegen verdünnte Alkalien, Kalk- und Barytwasser, gegen Essigsäure, löst sich nicht beim gewöhnlichen Kochen, wird aber von neutraler oder alkalischer Trypsinlösung verdaut. Behandlung mit Osmiumsäure macht es unverdaulich (Chittenden). Es ist daher nicht kollagener Natur und läßt sich auch mit spezifischen Kollagenfärbungen nicht so scharf vom Faserinhalt trennen, wie z. B. die Membranellen im glatten Muskel. Es handelt sich um eine albumoide Substanz, die eher Ähnlichkeit mit Elastin zeigt, aber auch von diesem verschieden ist, indem es sich in konzentrierten Alkalien löst.

Fig. 233. Baumartig verästeltes Ende einer Muskelfaser aus der Zunge vom Frosch. Isoliert mit 20% HNO_3; Eos. V. 160.

Ein Sarkolemm kommt nur den quergestreiften Muskelfasern (mit Ausnahme der des Herzens) zu, obwohl man von einem solchen auch bei den glatten und bei den Herzmuskelfasern gesprochen hat. Es liegen da Verwechslungen, teils mit Bindegewebe, teils mit der oberflächlichen Sarkoplasmalage, vor.

Unmittelbar unter dem Sarkolemm liegt der kontraktile Inhalt, der aus den Fibrillen und dem sie verbindenden Sarkoplasma, das als Rest des weiter entwickelten Protoplasmas der ursprünglichen Bildungszellen (Myoblasten) aufzufassen ist, besteht.

Dieses Sarkoplasma enthält auch die Zellkerne der Muskelfaser, welche im Gegensatz zu den glatten Muskelzellen stets in der Mehrzahl vorgefunden werden. Sie liegen bei Mensch und Säugetier, sowie im roten Vogelfleisch, in der Regel oberflächlich, unmittelbar unter dem Sarkolemm, im weißen Vogelfleisch und bei niederen Wirbeltieren meist durch den ganzen Faserinhalt zerstreut oder in reicheren Sarkoplasmaansammlungen in der Mitte der Fasern.

Aber auch beim Menschen findet man stets eine große Anzahl von Fasern mit innenständigen Kernen. Deren Form ist oval bis stäbchenförmig, ihre Länge schwankt

beim Menschen zwischen 5—16 μ, ist aber für den einzelnen Muskel, ebenso wie ihre Anzahl, ziemlich typisch[1]).

Das Sarkoplasma kann auch eine wechselnde Anzahl der erwähnten stärker lichtbrechenden interstitiellen Körnchen oder Sarkosomen umschließen. Sie sind zum Teil eiweißartiger Natur, zum Teil bestehen sie aus fettartigen Körpern (Lezithinen); erstere können sich unter Umständen (fieberhafte Erkrankungen, Winterschlaf) in letztere umwandeln.

Auch echte Fettröpfchen kommen vor; außerdem auch Glykogen (Arnold). Man hat die Sarkosomen als jene Reste der Mitochondrien (Plastosomen) der ursprünglichen Bildungszellen deuten wollen, welche bei der Fibrillenbildung (s. Entwicklung) keine Verwendung gefunden haben; doch dürfte es sich eher um para- als protoplasmatische Gebilde handeln. Sie stehen mit den Stoffwechselvorgängen und mit der Speicherung von Reservestoffen in inniger Beziehung. Wo sie in großer Menge auftreten, verleihen sie der Faser ein getrübtes Aussehen.

Man bezeichnet solche Fasern als trübe im Gegensatz zu den hellen, die gewöhnlich auch protoplasmaarm sind. Beim Menschen finden sich beide Faserarten gemischt neben- und durcheinander in den Muskeln, und zwar steht die Menge der trüben Fasern zur Leistung der betreffenden Muskeln in Beziehung.

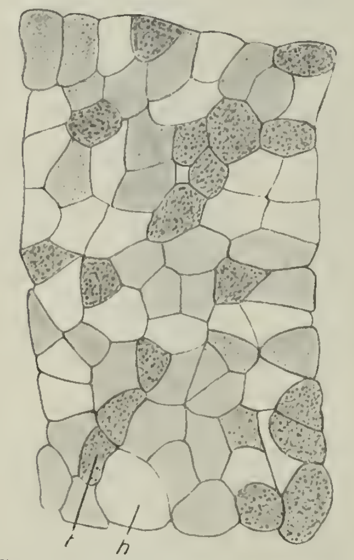


Fig. 234. Trockenquerschnitt durch einen Teil des Musc. cucullaris vom Menschen in Wasser untersucht. Helle (h) und stark getrübte (t) Fasern; dazwischen schwächer getrübte. V. 124 (S.).

Man untersucht die gegenseitige Verteilung beider Faserarten am besten an in leicht gespanntem Zustande getrockneten Muskeln, von denen man mit dem Skalpell Schabequerschnitte anfertigt, die man in $^3/_4$ %iger Kochsalzlösung zum Aufquellen bringt (Fig. 234).

Eine systematische Untersuchung hat ergeben, daß die trüben Fasern um so mehr in einem Muskel vorherrschen, je tätiger er ist, das heißt, je häufiger und andauernder er sich kontrahieren muß. Daher finden wir ausschließlich aus trüben Fasern gebildet das Herz; vorwiegend trübe Fasern enthalten die äußeren Augenmuskeln, das Zwerchfell, der M. masseter, die oberflächlichen Rückenmuskeln, während Biceps, Temporalis, Palmaris, Rectus abdom. vorherrschend aus protoplasmaarmen Fasern bestehen.

Bei Tieren finden sich öfter ganze Muskeln ausschließlich aus der einen oder anderen Faserart zusammengesetzt und lassen sich dann schon makroskopisch als weiße und rote Muskeln unterscheiden; doch deckt sich dieser Unterschied durchaus nicht überall und vollkommen mit dem der hellen und trüben Fasern.

Am ehesten ist dies der Fall bei den Vögeln, wo z. B. die tief liegenden Brustmuskeln braunrot gefärbt und aus lauter körnchenreichen Fasern zusammengesetzt sind. Dagegen zeigen die roten und weißen Kaninchenmuskeln keinen Unterschied betreffs der Körnung (nach Ranvier sollen die roten stärker gekörnt sein), wohl aber eine Reihe anderer Verschiedenheiten, die sich wieder mit solchen in der physiologischen Funktion decken, indem die blassen Fasern sich rascher kontrahieren, aber schneller ermüden als die roten.

Die roten Muskeln, z. B. M. semitendinosus, soleus, enthalten mehr Muskelhämoglobin, reichlicher elastische Fasern und Bindegewebe, ihre Fasern besitzen kürzere und dickere, auch im Inneren ver-

---

1) Die mittlere Kernlänge beträgt z. B. beim M. rectus oculi sup. 11,42 μ, M. deltoides 12,4 μ, Biceps 12,9 μ, Pectoralis major 14,7 μ, M. serratus ant. 15,6 μ (Schiefferdecker).

teilte Kerne, mit größerem Volum als die weißen (M. adductor magnus, semimembranosus), welche längere, dünnere Kerne und geringeren Sarkoplasmagehalt aufweisen (Schiefferdecker 1909).

In anderen Fällen decken sich physiologische Unterschiede mit solchen in der Anordnung der kontraktilen Substanz, gleichzeitig mit größerem und geringerem Sarkoplasmagehalt.

Die Anordnung der Fibrillen in der Muskelfaser, wie sie am Querschnitt zum Ausdruck kommt, kann eine sehr verschiedene sein.

Beim Menschen und bei den Säugetieren können Fibrillen und Sarkoplasma ganz gleichmäßig verteilt sein, so daß am Querschnitt eine gleichmäßige feinste Punktierung zustande kommt, die man als Fibrillenfelderung bezeichnet.

In anderen Fällen können eine wechselnde Anzahl von Fibrillen zu Bündelchen höherer Ordnung (Muskelsäulchen) gruppiert sein, zwischen denen das Sarkoplasma in Form stärkerer Durchgänge in mannigfacher Weise, je nach der Form der Muskelsäulchen, angeordnet ist.

Beim Säugetier und bei vielen anderen Tieren sind die polyedrischen, gleichmäßig verteilten Säulchen die häufigsten; man bezeichnet die dadurch entstehende Querschnittszeichnung als Cohnheimsche oder Säulchenfelderung[1]).

Sie ist jedoch nichts Fixiertes und kann sich unter Umständen in die Fibrillenfelderung auflösen, so daß oft an einem Querschnitt beide nebeneinander gesehen werden. Es scheint da das Fixierungsmittel eine Rolle zu spielen, indem bei rascher Abtötung der Faser durch Sublimat, Flemmings Chromosmiumessigsäuregemisch usw. meist Fibrillenfelder, bei Härtung in Müllers Flüssigkeit, Chromsäure usw. meist Säulchenfelder zur Beobachtung kommen. Bei manchen Tieren finden sich aber oft sehr eigenartig geformte Muskelsäulchen als dauernde Anordnung, oft nur in einzelnen Muskelgruppen von besonderer physiologischer Tätigkeit.

Ganz allgemein sind die Flugmuskeln der Insekten anders gebaut als die Beinmuskeln; erstere bestehen aus auffallend dicken, am Querschnitt kreisrunden Fibrillen, welche mit den feinen Fibrillen der gewöhnlichen Fasern wohl kaum gleich zu setzen

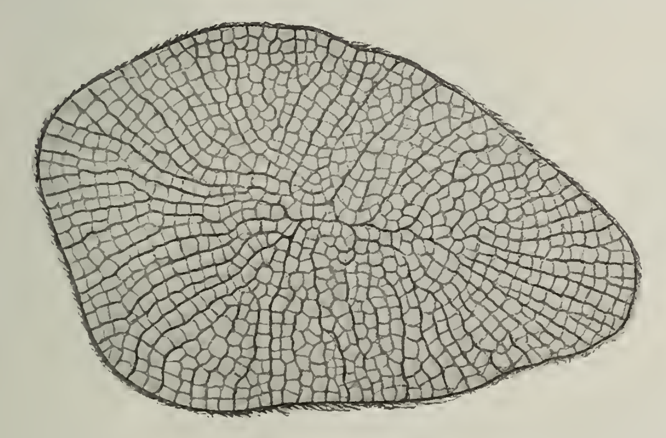


Fig. 235. Eine Flugmuskelfaser von Hydrophilus piceus am Querschnitt. Alkohol, ungefärbt; bei hoher Einstellung gezeichnet. V. 500.

sind. Sie zeigen am Querschnitt eine radiäre Anordnung in keilartigen Feldern, welche durch reichliches Sarkoplasma, das massenhafte Sarkosomen einschließt, getrennt werden (Fig. 235). Vergleicht man damit den Querschnitt einer Beinmuskelfaser desselben

1) Cohnheim hat die kleinsten Feldchen gemeint, welche nicht die Fibrillen, sondern noch Bündel von solchen darstellen.

Tieres (Fig. 236, *A*), so zeigt dieser gleichmäßig verteilte, polygonale Muskelsäulchen, die manchmal hohl erscheinen, und oberflächlich dicht unter dem Sarkolemm gelagerte Kerne.

Dyticus ist ein fleischfressender Raubkäfer, seine Muskelfasern sind flinke, d. h. kontrahieren sich rasch, ermüden aber auch bald.

Vergleicht man die Beinmuskelfasern dieses mit den trägen, d. h. sich langsam kontrahierenden, aber lange in der Kontraktion ausharrenden des pflanzenfressenden Hydrophilus piceus, so zeigen erstere am Querschnitt (*B*) dünne, blattförmige, kürzere und längere, oft gegabelte Säulchen, die auf ein zentrales Band von Sarkoplasma, das die Kerne enthält, zulaufen.

Ähnliche Unterschiede finden sich nun auch bei Wirbeltieren.

So zeigt Ammocötes, die Neunaugenlarve, neben blätterartigen Seitenrumpfmuskeln (Fig 237, *A*) gewöhnliche, spindelförmige Fasern mit gleichmäßiger Fibrillenfelderung (*B*), und endlich im Schädel noch dünne, hohle Fasern (*C*), deren Achse von Sarkoplasma erfüllt wird, während die blattförmigen Muskelsäulchen radienartig in einer oberflächlichen Rinde angeordnet sind.

Beim Seepferdchen (Hippocampus) zeigen die Rumpfmuskeln das gewöhnliche Bild einer vieleckigen Felderung (Fig. 238, *A*), während die Fasern, welche das flimmernde Spiel der Rückenflosse bedingen (*B*), bandförmige Säulchen, in Form von gebogenen Bändern, Rinnen und Röhrchen angeordnet und in reichliche Menge von kernhaltigem Sarkoplasma eingebettet, enthalten.

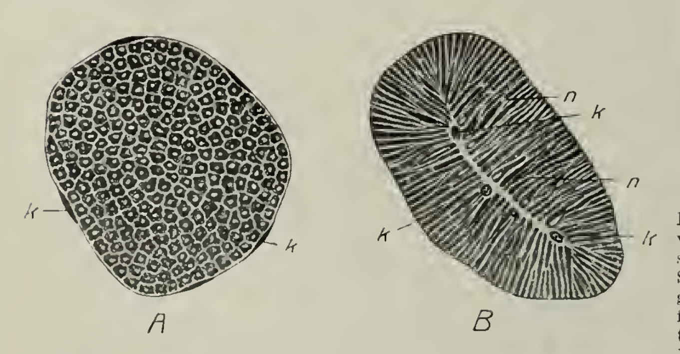


Fig. 236. *A* Eine Skelettmuskelfaser vom pechschwarzen Schwimmkäfer (Hydrophilus piceus); *B* eine solche vom geränderten Schwimmkäfer (Dyticus marginalis) im Querschnitt. Alkoholhärtung, Hämatoxylin. *k* Kerne; *n* blattartige Muskelsäulchen. Sarkoplasma farblos. (Nach Rollett.)

Fig. 237. Drei verschiedene Muskelfaserarten von Ammocoetes Planeri. *A* Schräger Durchschnitt durch ein Muskelfach der segmentalen Seitenrumpfmuskeln. *MS* Myophragma; *S* bindegewebige Scheidewand zwischen zwei Muskelfächern; *PF* Parietale Muskelfasern; *CM* zentrales Muskelband; *L* Lymphraum; *K* Kern. V. 380. – *B* Querschnitt durch eine gewöhnliche Muskelfaser aus der Oberlippe (Fibrillenfelderung). V. 740. — *C* Hohle Muskelfaser aus dem Velum (Atemmuskulatur). *R* Radiäre Säulchen; *SP* zentrale Sarkoplasmasäule mit Kernen *K*. V. 740.

Beim Karpfen besteht die weiße Seitenrumpfmuskulatur aus Fasern mit gewöhnlicher, polygonaler Felderung im Inneren (Fig. 239, *A*) und blattförmigen Säulchen in einer Randzone unmittelbar unter dem Sarkolemma, während die rote Schwanzmuskulatur Fasern (*B*) besitzt, die eine breite oberflächliche Lage von Sarkoplasma, welche die Kerne enthält, aufweisen, und der kontraktile Inhalt aus durch breitere Sarkoplasmadurchgänge getrennten, polyedrischen, auch bandförmig gebogenen, unregelmäßigen Gruppen blattförmiger und prismatischer Säulchen besteht.

Die wichtigste Frage in der Muskelhistologie ist die nach der Präexistenz der Fibrillen. Man kann die Fibrillen in vivo sehen z. B. in den durchsichtigen Larven der Büschelmücke, Corethra plumicornis; aber auch an lebend im Blute des Tieres zerzupften

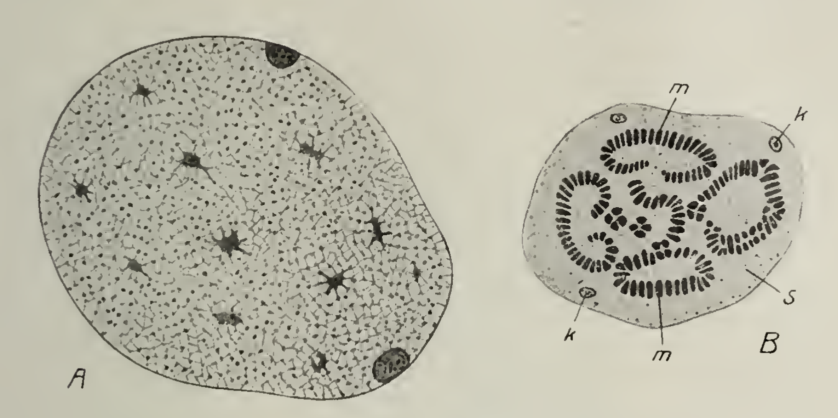


Fig. 238. *A* Eine gewöhnliche Stammuskelfaser; *B* eine Rückenflossen-Muskelfaser vom Seepferdchen (Hippocampus) am Querschnitt. In *A* das Sarkoplasmanetz mit gröberen Ansammlungen und Sarkosomen durch Goldchlorid positiv gefärbt; in *B* die kontraktile Substanz *m* mit Hämatoxylin (nach Alkoholhärtung) gefärbt; Sarkoplasma *s* farblos; *k* Kerne. (Nach A. Rollett.)

Muskelfasern (Flügelmuskeln von Käfern; Kölliker). Besonders leicht gelingt die Isolation der Fibrillen auch an in Alkohol konservierten Muskeln von Urodelen und Krebsen (Fig. 240).

Diese Fibrillen, von ruhenden, nicht kontrahierten Fasern gewonnen (*B*), zeigen nun, im Gegensatz zu den leimgebenden Bindegewebsfibrillen, mit denen sie in der Feinheit übereinstimmen können — es gibt aber auch dickere Fibrillen —, keine Umkehrung ihrer Doppelbrechung bei Behandlung mit Phenolen, und einen gegliederten Bau, d. h. sie bestehen aus regelmäßig abwechselnden Abschnitten von verschiedener physikalischer, besonders optischer Beschaffenheit. Indem sich innerhalb einer Muskelfaser die gleichartigen Glieder benachbarter Fibrillen in derselben Höhe aneinanderlegen, entsteht die Querstreifung der Faser[1].

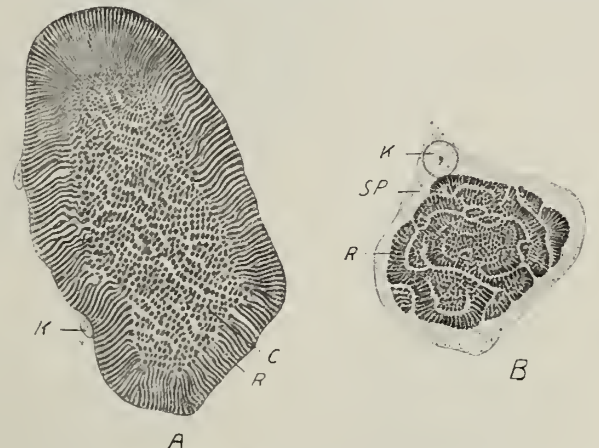


Fig. 239. Zwei verschiedene Muskelfasern vom Karpfen am Querschnitt. Alkoholhärtung. *A* Von der weißen Seitenrumpfmuskulatur. *B* Von der roten Schwanzmuskulatur. *k* Kerne des Sarkoplasma; *SP* Sarkoplasma; *P* bandförmige Randsäulchen; *C* zylindrische Säulchen. V. 710.

1) Hier wird an dieser zurzeit am meisten verbreiteten Auffassung festgehalten; doch muß betont werden, daß hervorragende Forscher auch die Fibrillen der quergestreiften Muskeln für ungegliedert, gleichartig halten und die ganzen Querstreifungsbilder auf regelmäßige Reihenbildungen und Verschiebungen des Sarkoplasmas und der Sarkosomen zurückführen. Zu dieser Auffassung ist neuestens auch v. Ebner, 1920, bei seinen Untersuchungen über den Bau der Herzmuskelfasern gekommen.

Es kann nun gelegentlich vorkommen, daß die Fibrillen sich in einem Kontraktionszustande befinden, in dem die Gliederung nicht wahrnehmbar ist (bei *A*), wie dies leicht an den dicken Fibrillen der Flugmuskeln von Käfern zu sehen ist (Kölliker). Andererseits kann die Querstreifung in den Fasern, außer in gewissen Phasen der Kontraktion, auch dadurch undeutlich, ja unsichtbar werden, daß sich die Fibrillen innerhalb der Faser in der Längsrichtung so gegeneinander verschieben, daß nicht dieselben Glieder in dieselbe Ebene zu liegen kommen.

Aus diesen Beobachtungen hat man den Schluß zu ziehen versucht (Kölliker, Hürthle), daß die Querstreifung nicht in einer reellen Struktur der Fibrillen begründet ist, sondern daß es sich dabei nur um funktionell auftretende dichtere und weniger dichte Stellen handelt.

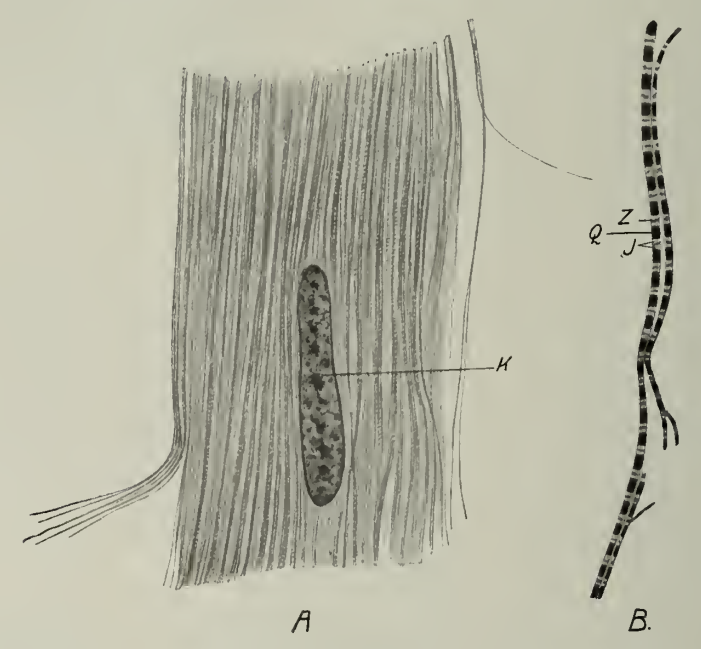


Fig. 240. Zerzupfte Muskelfasern vom Axolotl aus Alkohol. *A* stark kontrahierter Faserabschnitt mit fast homogenen Fibrillen und Säulchen; *K* Kern. *B* ruhende Säulchen. (Färbung nach O. Schultzes Chrom-Hämatoxylinmethode.) V. 740.

Um die Querstreifung der Muskelfasern zu verstehen, ist es zweckmäßig, der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse zu folgen.

Nachdem bereits Leeuwenhoek (1685) und Fontana (1781) die Querstreifung entdeckt hatten, beschrieb Bowman (1840) zuerst die Längsstreifung als einen konstanten Befund, beobachtete aber auch an in Alkohol konservierten Muskeln einen Querzerfall in Scheiben (discs) (Fig. 241, *A*); diese zerfallen aber noch weiter in kurze Längsglieder, die er als Sarcous elements (primitive Fleischteilchen) bezeichnete.

Man stellte sich vor, daß diese Sarcous elements die Elementarteile der kontraktilen Substanz seien, welche durch ein Bindemittel in der Querrichtung zu Scheiben, in der Längsrichtung zu Fibrillen verbunden werden. Die Bowmanschen oder Querscheiben sind stärker lichtbrechend als das Bindemittel. Brücke (1858) entdeckte dann, daß sie auch doppeltbrechend sind, und zwar einachsig positiv, mit der optischen Achse in der Längsrichtung der Faser.

Bringt man eine Muskelfaser, in Lack eingeschlossen, zwischen gekreuzte Nicols über eine Gipsplatte Rot I. Ordnung, so erscheinen die Querscheiben, wenn die Faser in der Additionsrichtung liegt, blau, in der darauf senkrechten gelb (Taf. IV, Fig. 116).

Brücke dachte sich die Sarcous elements aus unveränderlichen, doppeltbrechenden Elementen zusammengesetzt, die er Disdiaklasten nannte.

Fibrillen- und Scheibenzerfall sind aber durchaus etwas Verschiedenes; ersterer gelingt jederzeit, an allen Muskelfasern, letzterer kann bei Wirbeltiermuskeln nicht willkürlich hervorgerufen werden, sondern tritt nur unter nicht näher beeinflußbaren und bekannten Umständen auf. Rollett (1885) hat dann aber eine Reihe von Käfern namhaft gemacht, bei denen der Scheibenzerfall in 60%igem Alkohol stets sicher auftritt (so bei vielen Aphodiusarten, Scarabäiden, Silphiden, Hydrophiliden usw.). Ein Scheibenzerfall tritt aber auch auf, wenn man Muskelfasern, welche die Totenstarre überstanden haben, mit $^1/_{10}$%iger Salzsäure behandelt (Rollett, 1857) (Fig. 241, *B*).

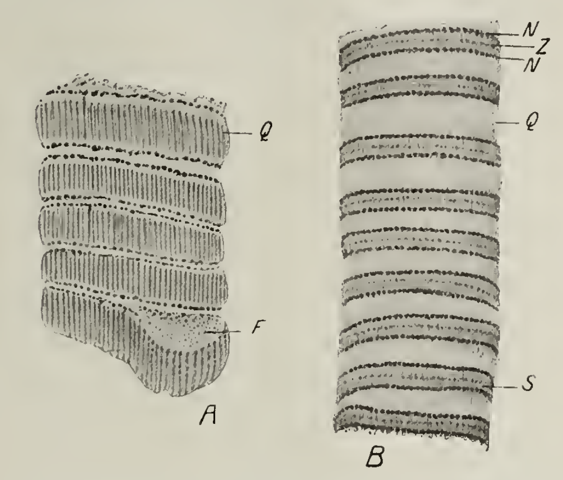


Fig. 241. Muskelfasern von Käfern. *A* Von Aphodius fimetarius. Alkoholscheibenzerfall. Bei *F* eine verbogene Scheibe teilweise von der Fläche sichtbar. *B* Von Hydrophilus piceus. Gold-Ameisensäure. *S* Isolierte Säurescheibe. V. 740.

Amici (1858) und später W. Krause (1868) haben im einfach und schwächer lichtbrechenden Teil zwischen den Querscheiben einen ebenfalls doppeltbrechenden feinen Streifen entdeckt, von dem Krause gezeigt hat, daß er es ist, welcher bei der Säurebehandlung isoliert wird, während die Bowmanschen Scheiben aufgelöst werden. Es sind also die Alkoholscheiben etwas ganz anderes als die Säurescheiben.

Letztere hat Krause als eine Membran aufgefaßt, welche mit der nächstfolgenden solchen ein die Hauptscheibe einschließendes System nebeneinander liegender Muskelkästchen begrenzen sollte; und aus solchen Muskelkästchen, die, den Fibrillen entsprechend, in Reihen hintereinander liegen und durch Flüssigkeit verbunden sein sollten, dachte sich Krause die Muskelfaser aufgebaut. Er nahm also eine vollkommene Unterbrechung der fibrillären Struktur an.

Jederseits von dieser Krauseschen Zwischenmembran, zwischen dieser und der Querscheibe, wurde dann von Flögel (1872) und Engelmann (1873) bei Arthropoden noch je eine aus Körnern

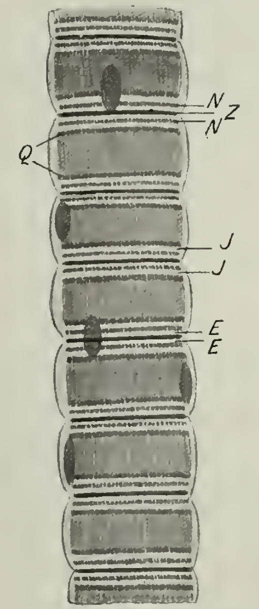


Fig. 242. Eine Käfermuskelfaser (von Hister quadrimaculatus) mit Hämatoxylin gefärbt. Alle Streifen. (Nach Rollett.)

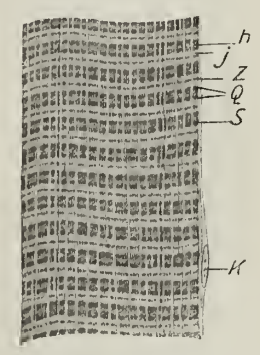


Fig. 243. Aus einem dünnen Längsschnitt durch eine ruhende Muskelfaser vom Kaninchen. (M. adductor magnus). Alkohol-Formalin, P. Mayers Gallustinte. *Q* und *Z* anisotrope Querstreifen; *h* Hensenscher Streifen in Q; *j* isotrope Substanz; *S* Sarkolemm; *K* Kern. Deutliche Längsdurchgänge von Sarkoplasma (hell). V. 740.

bestehende Nebenscheibe (Fig. 242, *N*) aufgefunden. Endlich hatte Hensen (1869) in der Querscheibe einen schmäleren, schwächer lichtbrechenden Streifen (Fig. 243, *h*) entdeckt, welcher gelegentlich auch doppelt auftritt (z. B. in den Kopf- und Prothoraxmuskeln von Cetonia aurata).

So war die Querstreifung in den ausgebildetsten Fällen (bei Käfermuskeln) eine sehr verwickelte geworden, und die mannigfachen, oft verwirrenden Namen, welche verschiedene Autoren zu ihrer Bezeichnung anwendeten, rechtfertigten die Idee Rolletts, die Streifen mit Buchstaben zu bezeichnen, als eine sehr glückliche. Er bezeichnete die Querscheibe mit *Q*, den Hensenschen Streifen in ihr mit *h*, die Zwischenscheibe mit *Z*, die Nebenscheiben mit *N*. Die isotropen Abschnitte erhielten die Buchstaben *I*, bzw., wo *N* vorhanden waren, *I* zu beiden Seiten des *Q* und *E* zu beiden Seiten von *Z*.

So setzte sich im kompliziertesten Falle die Querstreifung aus der Reihenfolge $ZENI\overset{h}{Q}INEZ$ zusammen. Beim Wirbeltier reduziert sie sich auf $ZI\overset{h}{Q}IZ$ (Fig. 243).

Wie schon Rollett betont hat, ist das Vorkommen von Nebenscheiben großen Schwankungen unterworfen; sie fehlen z. B. in den Schwanz- und Scherenmuskeln von Krebsen, während sie in den Muskeln, welche von den Coxopoditen der Scheren- oder Gehfüße in die Thorakalsomite hineingehen, vorhanden sind.

Auch die Angaben über ihr physiologisches Verhalten lauten sehr verschieden; nach den einen sollen sie schwach doppeltbrechend sein, nach den anderen nicht. In Säuren quellen sie schwerer als *Q*.

Man hat daher in neuerer Zeit die Bedeutung der Nebenscheiben als echter Fibrillenglieder in Abrede gestellt und sie als eine besonders regelmäßige Reihe von Sarkosomen in der isotropen Schicht aufgefaßt.

Eine verschiedene Deutung hat auch der sog. Hensensche Streifen (*h*) gefunden. Rollett hat ihn als einen weniger dichten oder dicken mittleren Teil der *Q*-Glieder aufgefaßt. Von anderer Seite wird in diesem noch eine feine Quermembran, ganz analog der Linie *Z*, aber nur feiner, als sog. Mittelscheibe (*M*) angenommen, die allerdings an der frischen Faser nicht zu sehen ist und nur bei Reagenzienwirkung hervortreten soll (Fig. 244).

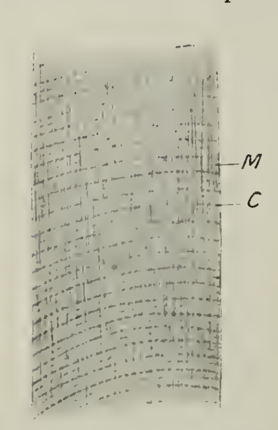


Fig. 244. Eine stark kontrahierte Faser aus demselben Muskel, wie Fig. 243. Dieselbe Behandlung und Vergrößerung. *C* Kontraktionsstreifen von Nasse; *M* sog. Mittelscheibe.

Der membranartige Charakter des *Z*-Streifens kommt dadurch zustande, daß im Anschluß an die Glieder *Z* der Fibrillen das Sarkoplasma etwas fester und mit ihnen organisch verbunden ist. Auch das Sarkolemma ist mit *Z* fester verbunden, so daß bei Säurequellung von *Q* der Umriß der Faser varikös erscheint, mit den Einziehungen an der Linie *Z*.

Besondere Schwierigkeiten macht auch das Verständnis der Bilder, welche das Sarkoplasma zwischen den Fibrillen unter verschiedenen Bedingungen darbieten kann.

Die Zwischenräume zwischen den Fibrillen werden vom Sarkoplasma ausgefüllt, welches an der frischen Faser schwächer lichtbrechend ist als die Fibrillen. Läßt man jedoch eine 1 %ige Ameisensäure auf Muskelfasern einwirken, die kurze Zeit in Alkohol gelegen waren, dann tritt im Beginne der Quellung der Fibrillen das Sarkoplasma stärker lichtbrechend hervor. Dasselbe kann man an vergoldeten und in 1 %iger Ameisensäure reduzierten Muskelfasern sehen; an ihnen tritt das Sarkoplasma rot gefärbt zwischen den farblosen Fibrillen hervor.

Die Quellung der Fibrillen ist jedoch keine gleichmäßige; in der Gegend der fester

verbundenen Z-Glieder ist sie geringer, so daß das Sarkoplasma zwischen den stärker quellenden Q-Gliedern heraus und zwischen die Z-Glieder hineingedrängt, hier kugelige Anhäufungen von regelmäßiger Anordnung bildet. Sie stellen quergestellte Körner- oder Knotenreihen dar, welche der Faser nun ebenfalls ein quergestreiftes Aussehen verleihen, das jedoch eine ganz andere Bedeutung besitzt.

Diese Körnerreihen sind durch feine Längslinien, die Reste des Sarkoplasmas, zu einem zierlichen, gitterförmigen Netzwerk verbunden (Fig. 245, B).

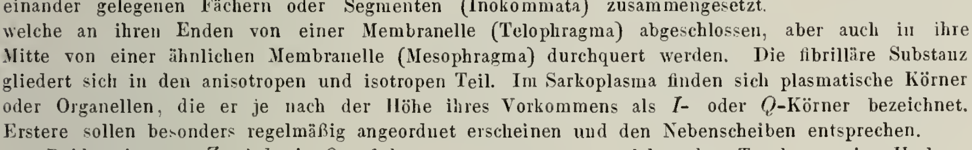
Querschnittbilder durch die Körnerreihen (A) zeigen zierliche Netze mit knotigen Verdickungen, die Retzius als Querfadennetz beschrieben hat. Man unterscheidet solche erster, zweiter, ja sogar dritter Ordnung in abnehmender Stärke. Sie wurden auch als der Ausdruck besonders regelmäßig gelagerter Sarkosomen aufgefaßt; sie sind jedoch nur an der gequollenen oder an der nach Golgi mit Chromsilber imprägnierten Faser sichtbar. Im letzteren Falle handelt es sich offenbar um eine Imprägnation von Sarkoplasma und Sarkosomen.



Fig. 245. A Teil eines vergoldeten Trockenquerschnittes; B eines ebensolchen Längsschnittes durch Muskelfasern des M. gastrocnemius vom Frosch. Färbung des Sarkoplasmas und der Sarkosomen. V. 560 (S.).

Holmgren nimmt besonders regelmäßig angeordnete Sarkosomen in der Höhe von Q — die sog. Q-Körner — und in der Höhe von I — die sog. I-Körner — an. Sie liegen in einem protoplasmatischen Netzwerk, welches die Fasern quer durchsetzt. Er deutet diese Netzwerke als Trophospongien, analog den Befunden bei Insektenmuskeln, bei denen die letzten Endigungen der Tracheensysteme sekundär in die Muskelfaser eindringen und ähnliche Netzwerke, die manchmal deutlich hohl sein sollen, bilden.

In neuester Zeit ist man wieder auf die alte Muskelkästchentheorie zurückgekommen. M. Heidenhain faßt die Muskelfaser auf als aus gleichartigen, hintereinander gelegenen Fächern oder Segmenten (Inokommata) zusammengesetzt, welche an ihren Enden von einer Membranelle (Telophragma) abgeschlossen, aber auch in ihre Mitte von einer ähnlichen Membranelle (Mesophragma) durchquert werden. Die fibrilläre Substanz gliedert sich in den anisotropen und isotropen Teil. Im Sarkoplasma finden sich plasmatische Körner oder Organellen, die er je nach der Höhe ihres Vorkommens als I- oder Q-Körner bezeichnet. Erstere sollen besonders regelmäßig angeordnet erscheinen und den Nebenscheiben entsprechen.



Beiderseits von Z wird ein Querfadennetz angenommen, welches den Trophospongien Holmgrens entsprechen soll.

Von manchen Autoren ist auf Grund der Säurebilder den Muskelfasern der Bau eines Retikulums mit Anhäufungen von kontraktiler Substanz in dessen Lücken zugesprochen worden; ja man hat sogar dieses Retikulum als das kontraktile Element hinzustellen versucht.

Allen diesen Theorien gegenüber muß aber daran festgehalten werden, daß die (gegliederte) Fibrille das kontraktile und morphologische Grundelement der quergestreiften Muskelfaser ist.

Die Kontraktion.

Bei der Kontraktion, die man an frisch isolierten Fasern in verdünnter Eiweißlösung verfolgen kann, verdickt sich die Muskelfaser und wird als Ganzes stärker lichtbrechend. Die Veränderungen, welche hierbei die Querstreifung erfährt, kann man am besten, wie Rollett gezeigt hat, an sog. fixierten Kontraktionswellen von Arthropodenmuskeln studieren. Diese sollen durch allmähliche Anlagerung kontrahierter Abschnitte von immer geringerer Vollkommenheit entstehen, so daß ein ganz allmählicher Übergang zur ruhenden Faser zustande käme. Das Bild ist aber dasselbe, wie bei im Leben ablaufenden Kontraktionswellen.

Im wesentlichen wird die Querstreifung bedeutend enger; es muß also eine Umlagerung der Teilchen stattfinden. Dabei verhält sich jedoch Q mit h anders als die zwischen zwei Q gelegenen Schichten. Rollett hat erstere als metabole, letztere als arimetabole Schicht bezeichnet. Das Lichtbrechungsvermögen in den Q-Gliedern sinkt, während es gleichzeitig in der arimetabolen Schicht steigt, so daß im Ablauf

der Welle ein Stadium eintritt, in dem die Faser homogen erscheint (Stadium der Umkehr). Schließlich verliert Z seine Doppelbrechung und fließt mit der benachbarten isotropen Schicht zu einem stark lichtbrechenden Streifen, dem Kontraktionsstreifen von Nasse (Fig. 244), mit C bezeichnet, zusammen. Im schwächer lichtbrechenden Q kann man noch h, bzw. M als etwas stärker lichtbrechende Querlinie sehen.

Die Anschauungen über die physiologischen Vorgänge bei der Kontraktion haben noch zu keiner befriedigenden Auffassung geführt. Man kann die Muskelsubstanz als eine sehr weiche, kristallähnliche Struktur, ähnlich den sog. flüssigen Kristallen von Lehmann[1]), auffassen, in welcher bei der Kontraktion neben der Umlagerung der Teile auch chemische Veränderungen vor sich gehen (Bildung von Milchsäure und Kohlendioxyd).

Schon beim ruhigen Absterben, besonders aber bei Fixation lebender Muskeln können die Fasern in den verschiedensten Zwischenstadien zwischen vollkommener Ruhe und Kontraktion angetroffen werden. Zenker hat zuerst, bei Muskeln von an Typhus Verstorbenen, Fasern mit verdickten, stark glänzenden Stellen und sehr enger Querstreifung gesehen und sie für »wachsartige Degenerationen« gehalten.

Fig. 246. Drei Muskelfasern aus dem M. orbicularis palpebrarum in Müllers Flüssigkeit abgestorben. Links Verdichtungsscheiben und -knoten bei tiefer (T) und hoher (H) Einstellung. (Die Querstreifung nicht ausgeführt.) V. 435. Die Faser rechts zeigt eine beginnende (s_1) und ausgebildete (s) Schrumpfkontraktion. V. 560 (S.).

Solche Verdichtungsknoten, die oft die mannigfaltigsten Formen — einfache und gegabelte Bänder, Zwickel, Knoten, Scheiben — besitzen, kann man aber auch an ganz normalen Muskeln finden (Fig. 246). Auffallend sind solche Stellen, an denen die Fasern dabei dünner werden (Schrumpfkontraktionen; Exner) (bei S).

Solche verdichtete Stellen färben sich stets auch stärker z. B. mit Hämatoxylin oder bei der Vergoldung und können dann an Querschnitten das Vorkommen heller und dunkler (trüber) Fasern vortäuschen.

Andererseits können kontrahierte Fasern am Querschnitte Kaliberverschiedenheiten, bald dickere, bald dünnere (wenn es sich um Schrumpfkontraktionen handelt) Fasern vortäuschen (Fig. 247, k); letzteres kann auch durch das Vorkommen natürlicher Faserenden im Muskel bewirkt werden. Deshalb sind Bestimmungen über Kaliberverhältnisse, an Querschnitten allein vorgenommen,

1) Lehmann hat gezeigt, daß es viele Substanzen gibt, die doppeltbrechend sind und sich dabei wie Flüssigkeiten verhalten. Allerdings stellt er sich vor, daß die Doppelbrechung von den Molekülen abhängt. Das kann nicht allgemeingültig sein, da wir schon seit Brewster wissen, daß an sich nicht doppeltbrechende Substanzen (vgl. S. 106) durch Druck oder Zug doppeltbrechend gemacht werden können.

niemals ganz verläßlich; allerdings kann man kontrahierte Fasern meist an ihrem abgerundeten Querschnitt erkennen.

Bündelanordnung der Muskelfasern.

Die Muskelfasern werden durch lockeres Bindegewebe, dem eine wechselnde Menge elastischer Fasern beigemengt ist und das man als Perimysium internum bezeichnet, zu kleineren, primären, eine Anzahl solcher durch stärkere Bindegewebssepten zu sekundären, tertiären usw. Bündeln vereinigt; die Oberfläche des ganzen Muskels wird vom Perimysium externum überzogen.

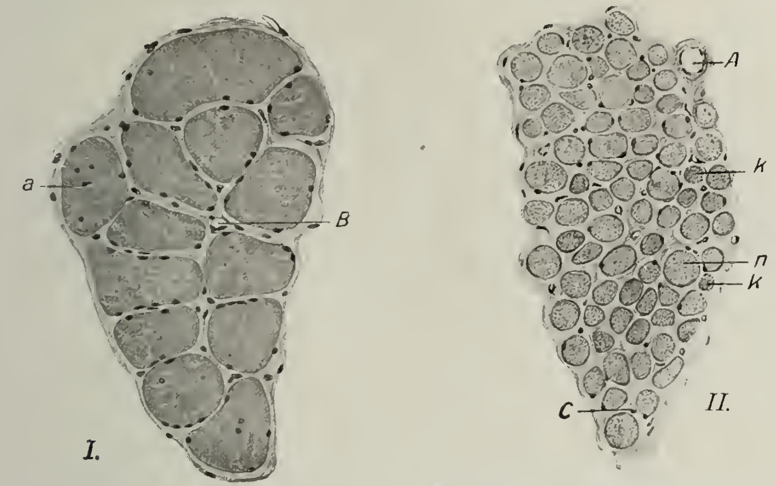


Fig. 247. Aus Querschnitten durch zwei gleichbehandelte Muskeln desselben Mannes bei derselben Vergr. (110) *I.* M. gastroknemius. *a* eine Faser mit innenständigen Kernen (Längsspaltung); *B* Blutgefäß. *II.* Ein Augenmuskel. *n* normaler Faserabschnitt mit deutlicher Cohnheimscher Felderung; *k* verdichteter Faserabschnitt (Schrumpfkontraktion); *A* Arterie; *C* Kapillare (S.)

Anordnung und Menge des Bindegewebes und der elastischen Fasern sind für jeden einzelnen Muskel spezifisch verschieden. Besonders reich an elastischen Fasern sind z. B. die Augenmuskeln.

Das Perimysium internum, welches zwischen die einzelnen Fasern eindringt, läßt nur mittels der Silberimprägnationsmethode Fäserchen (Gitterfasern?) erkennen und umschließt auch die ernährenden Kapillaren (Fig. 247, *C*); man hat es daher auch als argyrophiles[1]) oder nutritives Bindegewebe von dem gröberen Septenwerk zwischen den einzelnen kleinsten und größeren Muskelbündeln, das auch mit gewöhnlichen Methoden seinen fibrillären Charakter erkennen läßt und die größeren Gefäße und Nerven führt, dem sog. fulkralen Bindegewebe, unterschieden.

Die Verbindung der Sehnen und Aponeurosen mit den Muskelfasern ist eine verschieden beantwortete Frage.

Die Verbindung der Sehne mit dem Muskel ist weniger fest, als die mit dem Knochen, so daß bei zu starkem, plötzlichem Zuge eher der Muskel auseinander oder von der Sehne abreißt, als daß diese sich vom Knochen trennen würde.

Hauptsächlich auf Grund der Tatsache, daß sich mit starken Laugen die Sehnenenden von Muskelfasern als ganz glattrandige Kegel isolieren lassen oder daß bei Behandlung mit warmem Wasser (55°) das Muskelfaserende sich aus dem Sarkolemmaschlauch loslöst, während die Sehnenfibrillen an ihm haften bleiben, hat man sich vor-

1) Argentophiles (Schiefferdecker).

gestellt, daß nur das Sarkolemma mit dem fibrösen Gewebe fest verkittet ist und das Perimysium internum sich direkt in die Sehne fortsetzt.

Von anderer Seite wurde im Gegensatz hierzu ein direkter Übergang der Muskel- in die Sehnenfibrillen angenommen (Golgi) und neuerdings an günstigen Objekten — embryonalen und anderen sarkoplasmareichen Fasern, besonders an jenen der Rückenflossenmuskeln vom Seepferdchen — überzeugend nachgewiesen (O. Schultze). Ein solcher Zusammenhang muß für die embryonalen Muskelfasern wohl schon deshalb angenommen werden, weil sie bereits zur Zeit, wo sie noch kein Sarkolemma besitzen, Bewegungen auslösen können.

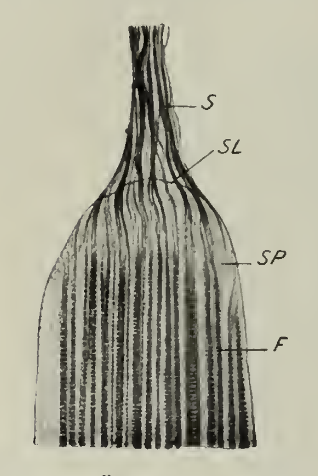


Fig. 248. Übergang einer Muskelfaser der Rückenflosse von Hippocampus (Seepferdchen) in die Sehne. Nach einem Präparat v. O. Schultze. *F* Muskelsäulchen; *S* Sehne; *SL* Sarkolemm; *SP* Sarkoplasma. V. 500.

Bei den Fasern der Rückenflosse des Seepferdchens sieht man diesen Übergang in einiger Entfernung vom Muskelfaserende noch innerhalb des Sarkolemmas vor sich gehen (Fig. 248), so daß die austretenden Sehnenfibrillen das Sarkolemm durchbohren würden. Wahrscheinlich besitzt das innerhalb des Sarkolemmas gelegene Übergangsstück zwischen gegliederter Muskel- und kollagener Fibrille eine von beiden verschiedene indifferente Beschaffenheit.

Die Blutgefäße des Muskels verästeln sich in den gröberen Scheidewänden zwischen den Muskelbündeln und lösen sich immer innerhalb der primären Bündelchen in ein dichtes, die einzelnen Fasern umspinnendes Netzwerk von Kapillaren mit langgezogenen Maschen auf, wobei die Queranastomosen meist in der Höhe der Muskelkerne verlaufen.

Lymphgefäße verlaufen nur mit den gröberen Gefäßen im Perimysium externum und dringen spärlich in die gröberen Septen, jedoch nicht zwischen die einzelnen Fasern ein. Das Perimysium internum ist also größtenteils frei von Lymphgefäßen.

Die Nerven der Muskeln und ihre Endigungen werden im folgenden Kapitel besprochen.

Das Herzmuskelgewebe.

Die Herzmuskelfasern sind quergestreift, aber viel dünner als die meisten Skelettmuskelfasern (9—22 μ), unterscheiden sich von diesen noch dadurch, daß sie bei Einwirkung von Säuren keinen Scheibenzerfall zeigen (Ramon y Cajal, v. Ebner), und besitzen, ähnlich wie die glatten Muskelfasern, nur innenständige Kerne (Fig. 249) und kein Sarkolemm, sondern, außer einer oberflächlichen Sarkoplasmalage, ein zartes, zwischen den Fasern durchgehendes Häutchenwerk. Dieses läßt sich an Präparaten aus Zenkers Flüssigkeit besonders schön mit saurem Orceïn, aber auch spezifischen Bindegewebsfärbungen darstellen, ganz wie die Membranellen zwischen den glatten Muskelfasern, und schließt auch die Kapillaren des Herzmuskels ein.

Als weitere Ähnlichkeit mit den glatten Muskelfasern ist hervorzuheben, daß sich bei niederen Wirbeltieren (Frosch) aus dem Herzfleisch teilweise lange, an beiden Enden zugespitzte oder gegabelte Zellen mit einem Kern in oder nahe der Mitte isolieren lassen, die aber quergestreift sind.

Bei den höheren Tieren sind die Fasern netzartig unter spitzwinkeligen Anastomosen (Fig. 252, *A*) miteinander so verschmolzen, daß natürliche Enden, welche einfach oder gegabelt zugespitzt sind (Fig. 250), hauptsächlich nur an den Faserringen der Ostien und in den Papillarfortsätzen, da und dort aber auch im Inneren des Herzmuskels vorkommen.

Durch die Netzbalken laufen die gegliederten Fibrillen, bzw. die von ihnen zusammengesetzten Muskelsäulchen als kontinuierliche Bildungen.

Zerzupft man einen frischen Herzmuskel, so kann man infolge der netzartigen Zusammenhänge nur kurze Bruchstücke mit gegabelten oder treppenartig abgesetzten Enden isolieren (Fig. 251). An frischen wie an fixierten Herzmuskeln sieht man in größeren und geringeren Abständen, bald sehr deutlich und zahlreich, bald spärlich und nur bei genauer Untersuchung wahrnehmbar, quere, stark lichtbrechende Linien über die Fasern hinweglaufen. Man hat sie, je nach der Bedeutung, die man ihnen zuschrieb, mit verschiedenen Namen belegt. Sie sind am stärksten entwickelt in den Trabekeln und Papillarmuskeln und finden sich hauptsächlich an den Teilungsstellen der Fasern.

Die von zwei oder mehr solchen Querlinien begrenzten Abschnitte scheinen manchmal den isolierbaren Bruchstücken zu entsprechen und enthalten gewöhnlich einen,



Fig. 249. Querschnitt vom Myokard des Pferdes. Zenkers Flüssigkeit. Saures Orceïn. *k* Kerne der Muskelfasern; *b* stärkeres Bindegewebeseptum; *c* Blutkapillaren; *h* Häutchen zwischen den Muskelfasern; *m* Muskelfasern mit Säulchen im Querschnitt; *s* Bindegewebsspalten und Lymphbahnen. V. 465. (v. E.)

manchmal auch zwei Kerne. Da man beim Versilbern frischer Herzmuskeln ähnliche Querlinien schwärzen oder beim Zerzupfen in starker Kalilauge ähnliche Bruchstücke erhalten kann, hat man letztere als Zellen, die Querlinien als ihre Grenzen betrachtet und sich vorgestellt, daß die Querlinien einer Kittmasse entsprechen, welche die Zellen zu Netzen verbindet, und hat daher die Querlinien als Kittlinien bezeichnet (Eberth).

Was sich mit Silber schwärzt, entspricht aber gar nicht den Querlinien, sondern den Rändern abgerissener Häutchen (v. Ebner); auch fallen die Grenzen isolierter Bruchstücke nicht immer mit den Querlinien zusammen, man kann diese vielmehr oft dicht neben oder weiter entfernt von den Bruchenden sehen (Fig. 251). Endlich gehen die Fibrillen ununterbrochen durch die Querlinien hindurch, so daß diese unmöglich Zellgrenzen entsprechen können.

Andererseits hat man die Linien als eingeschobenes Material für das interstitielle Längenwachstum der Herzmuskelfasern aufgefaßt und als Schaltstücke (M. Heidenhain) bezeichnet. Abgesehen von dem ungemein schwankenden, aber bis ins höchste Alter festzustellenden Vorkommen der Linien, fällt diese Deutung mit dem Nachweise, daß sie erst nach der Geburt deutlich werden und dem embryonalen Herzen fehlen.

Auch für Sehnen hat man die Linien gehalten; doch quellen sie nicht in verdünnten Säuren und sind in der Regel nicht doppeltbrechend.

Endlich hat ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, sowie ihre stärkere Färbbarkeit, den Gedanken nahe gelegt, sie für Analoga der Verdichtungsstreifen oder -scheiben in absterbenden Muskelfasern zu halten. Doch kommen sie unabhängig vom Kontraktionszustand und vom Absterben der Faser vor, entsprechen ihrer Lage nach stets einem *Z*-Streifen der erschlafften Faser, sind in dieser schwach doppeltbrechend, verlieren in der kontrahierten Faser diese Doppelbrechung und entsprechen dann einem Kontraktionsstreifen *C*.

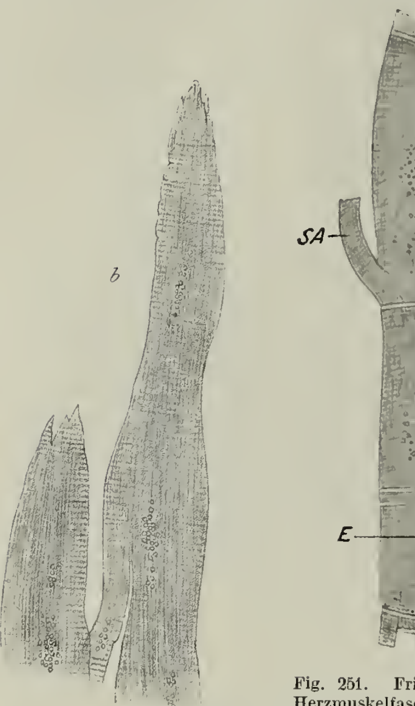


Fig. 250. Natürliche Enden von Herzmuskelfasern am Faserringe der Aortenwurzel des Menschen. Isolationspräparat aus Müllers Flüssigkeit. V. 700. (v. E.)

Fig. 251. Frisch isolierte Herzmuskelfaser vom Menschen mit deutlichen Glanzstreifen *G*. *E* Rißende, gegabelt und in Stufen abgebrochen; *K* Kern, aus der Tiefe durchschimmernd; *L* Lipoidkörnchen; *SA* seitliche Abzweigung. V. 880.

Diese Feststellungen führten v. Ebner (1914) dazu, die Linien mit dem indifferenten Namen Glanzstreifen zu belegen und in ihnen postfetal und individuell wechselnd auftretende, kontraktile Abschnitte der Herzmuskelfasern zu sehen, welche wahrscheinlich einen regelnden Einfluß auf den Ablauf der Kontraktionswellen ausüben. Auffallend ist, daß zu beiden Seiten einer Glanzlinie die Muskelfaser oft einen verschiedenen Kontraktionszustand erkennen läßt (Fig. 252).

Vielleicht sind sie auch von mechanischer Bedeutung für die geradlinige Ausrichtung der schräg an sie angreifenden Zugkräfte.

Die Querstreifung ist an den Herzmuskelfasern meist eine enge Kontraktionsstreifung, nur ausnahmsweise findet man erschlaffte Abschnitte, die dann deutlich die Streifenfolge *ZIQIZ* erkennen lassen.

Die enge Kontraktionsstreifung wird außerdem oft durch den großen Reichtum der Fasern an Sarkoplasma und Sarkosomen undeutlich, da der Herzmuskel, entsprechend seiner andauernden Tätigkeit, der trübste Muskel des tierischen Körpers ist. Besonders an den Polen der ellipsoidischen, an stark kontrahierten Fasern oft viereckigen Kerne finden sich stets Gruppen von gröberen, stark glänzenden, gelblich, gelbbraun bis orangerot gefärbten Körnchen (Fig. 251, *L*), die aus Lezithin bestehen und, im Schnittpräparat gelöst, kaum sichtbar sind. Ihre Braunfärbung wird mit zunehmendem Alter immer stärker; sie scheinen Stoffwechselprodukte von sekundärer Bedeutung zu sein (Maas), während die Sarkosomen zu den chemischen Vorgängen bei der Kontraktion in Beziehung stehen (v. Ebner, 1920). Auch das Glykogen ist vorwiegend an die Sarkosomen gebunden. Auch spärliche Fettkügelchen können sich normalerweise finden.

Am Querschnitt der Fasern, der bald mehr rundlich, bald — wenn er durch eine Abzweigungsstelle geht — mehr langgezogen erscheint, zeigen die Säulchen oft eine

eigentümliche Form und Anordnung. Während in den axialen Partien der Faser die gewöhnlichen, prismatischen Säulchen sich finden, stellen die oberflächlichen schmale, radiär gestellte Blätter dar (Fig. 249); doch finden sich auch viele Querschnitte, an welchen diese Anordnung fehlt und wo die polygonalen Säulchen bis an die Oberfläche reichen.

Beim Schaf und bei anderen Huftieren finden sich dicht unter dem Endokard der Ventrikel eigentümliche gallertige Fäden oder Bälkchen, welche verästelt und netzartig verbunden sind (Fig. 253), vom Myokard durch Bindegewebe getrennt und als Purkinjesche Fäden bezeichnet werden.

Sie stellen eigentlich Ketten polyedrischer oder prismatischer, ungemein protoplasmareicher, kernhaltiger Gebilde dar, an deren Oberflächen gegliederte, kontraktile Fibrillen

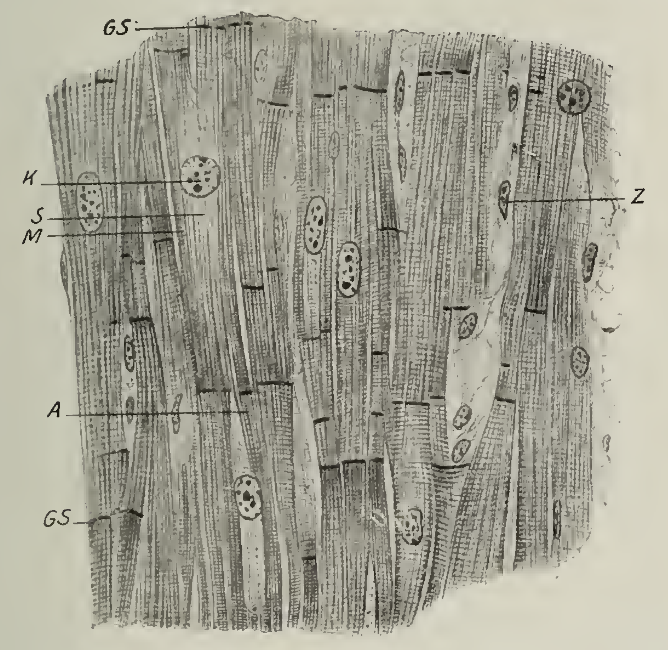


Fig. 252. Aus einem Längsschnitt durch die Muskulatur des rechten Ventrikels eines Hingerichteten. Alkoholfixation. Deutliche Glanzstreifen *GS*; *K* Kern der Muskelfaser; *M* Fibrillenmantel; *S* zentrales Sarkoplasma; *Z* Kerne des Zwischengewebes; *A* Anastomose. V. 380.

ununterbrochen durchziehend, eine Art quergestreifter Rinde bilden. Diese zellenartigen Gebilde lassen sich isolieren, doch dringt zwischen sie kein Bindegewebe ein.

Die Gesamtheit dieser Fäden entspricht dem beim Menschen, bei Säugetieren und Vögeln bekannt gewordenen Atrioventrikularbündel von His und Tawara, welches als reizleitendes System die im allgemeinen scharf getrennte Vorhof- und Ventrikelmuskulatur verbindet. Es beginnt von der Vorkammerscheidewand, zieht durch das Septum fibrosum atrioventriculare, verästelt sich unter reichlicher Bildung netzförmiger Anastomosen dicht unter dem Endokard und bleibt bis zu seinen Endausbreitungen, welche mit der Kammermuskulatur verschmelzen, durch eine bindegewebige Umhüllung von der übrigen Muskulatur getrennt.

Histologisch besteht es beim Menschen aus einer Abart der gewöhnlichen Fasern, die durch einen auffallenden Reichtum axialen, hellen Sarkoplasmas ausgezeichnet ist, während die Grenzen zwischen den kernhaltigen, zellenartigen Abschnitten durch

Einziehungen angedeutet sind (Fig. 254). Niemals ziehen jedoch Fibrillen durch diese Grenzen, wie bei den Purkinjeschen Fäden.

Die Entwicklung des Muskelgewebes.

Die glatten Muskeln entwickeln sich ohne besondere Anlagen aus sich verlängernden Zellen des Mesenchyms, die sich mitotisch teilen und zeitlebens den Charakter einkerniger Zellen beibehalten.

Die Muskeln an der Innenfläche der Membranae propriae einiger Drüsen (Schweißdrüsen, Giftdrüsen der Urodelen), sowie die Binnenmuskeln des Auges entstehen aus Zellen des Ektoderms.

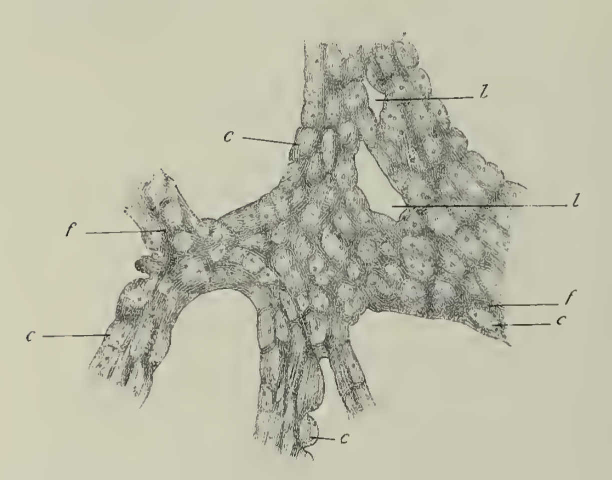


Fig. 253. Purkinjesche Fäden aus dem Endokardium vom Schafe, einen Knotenpunkt des Netzes bildend. Müllers Flüssigkeit. H. E. c Zellterritorien der Balken mit einfachen oder doppelten Kernen; f quer gestreifte Fibrillen zwischen und auf den Zellterritorien; l Lücken in dicksten Balken (die Bindegewebshülle der Balken weggelassen). V. 55. (v. E.)

Die quergestreifte Stamm- und Skelettmuskulatur geht der Hauptmasse nach aus eigentümlichen Primitivorganen, den Ursegmenten zu beiden Seiten der Chorda dorsalis hervor. Diese stellen bei Anamniern hohle, bei Amnioten solide, annähernd kubische Mesodermmassen dar, deren Wände aus einer einfachen Lage epithelartig verbundener, zylindrischer Zellen bestehen. Die Ursegmente nehmen dann eine am Querschnitt dreieckige Gestalt mit einer, Medullarrohr und Chorda zugewendeten inneren Fläche und nach oben gerichteter Kante an. Die untere und fast die ganze innere Wand (Fig. 255, *1*) lösen sich bald in sternförmige Mesenchymzellen auf und bilden u. a. auch die Anlage der Wirbelsäule, das sog. Sklerotom. Vom Umschlagsrand der äußeren Wand aus ergänzt sich der Rest der inneren zu einer neuen epithelartigen, der äußeren Wand — der sog. Kutisplatte — dicht anliegenden, bald mehrschichtig werdenden Lage, der sog. Muskelplatte oder dem Myotom (*2*). Die Kutisplatte löst sich dann bis auf einen dorsalen und ventralen Umschlagsrand ebenfalls in Mesenchym auf, dessen Elemente zum Teil in das Myotom einwuchern (*3*).

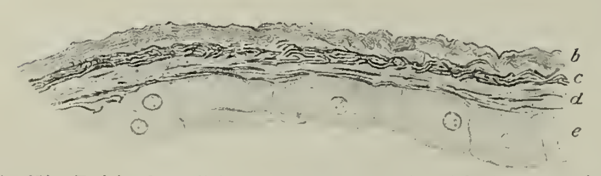
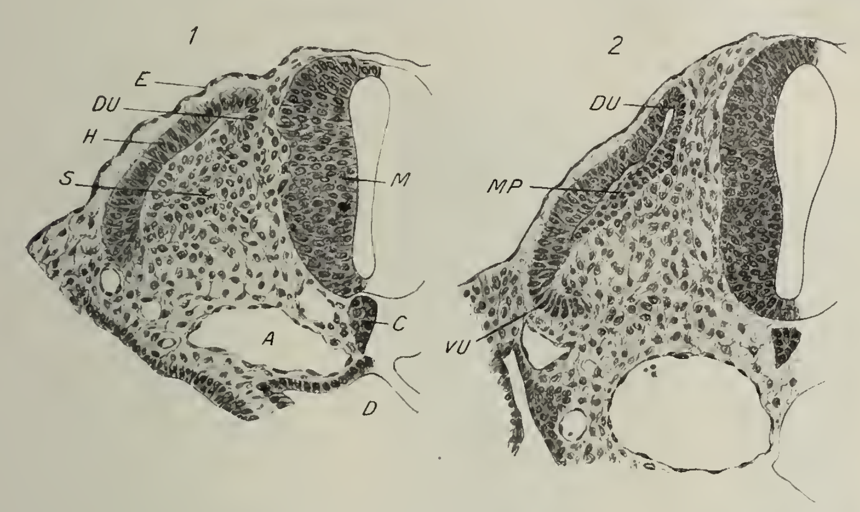


Fig. 254. Endokard des linken Ventrikels vom Hingerichteten am senkrechten Durchschnitt. Zenkers Flüssigkeit. Elastikafärbung nach Weigert. b Bindegewebsschicht unter dem Endothel; c mittlere elastische Fasernetze; d tiefe Schicht des Endokards mit spärlicheren elastischen Fasern; e Fasern des Atrio-Ventrikularbündels. V. 200. (v. E.)

Bei niederen Wirbeltieren wachsen die dorsalen und ventralen Kanten der Myotome, ihren epithelialen Verband wahrend, dorsal als Muskelknospen weiter zur Anlage der langen Rückenmuskeln, ventral zur Anlage der Hals-, Brust- und Bauchmuskulatur. Weniger ausgesprochen ist dies bei Säugetieren, doch glaubte man hier die segmentale Anordnung, z. B. der Bauchmuskulatur, noch in den Inscriptiones tendineae zu erkennen (was von

anderen in Abrede gestellt wird), und auch hier gehen die Muskeln der Extremitäten aus knospenartigen Wucherungen in die Extremitätenanlagen hinein hervor.

Nicht alle Muskeln besitzen einen segmentalen Ursprung; so entstehen die Hautmuskeln, Kopf-, Augen- und Gesichtsmuskeln, die der Halseingeweide, am Beckenausgang und die Herzmuskulatur ohne nachweisbaren Zusammenhang mit den Myotomen selbständig an Ort und Stelle aus dem Mesenchym.



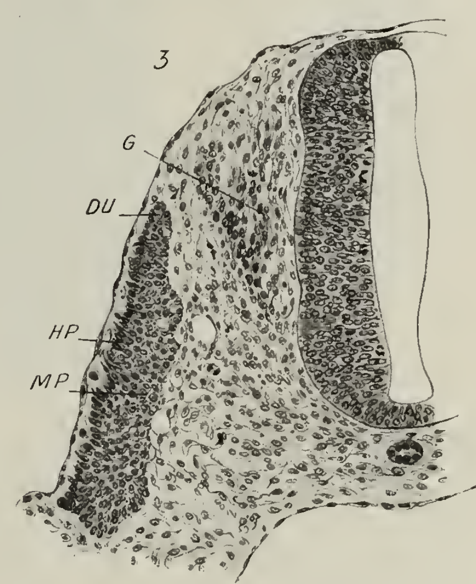


Fig. 255. Drei Entwicklungsstadien der segmentalen Stammuskulatur vom Kaninchenembryo am Querschnitt. *1* Auflösung der inneren und ventralen Ursegmentbegrenzung. *2* Ausbildung der Haut-Muskelplatte. *3* Beginnende Auflösung der Hautplatte, Vermehrung der Muskelfasern im Myomer. *A* Aorta; *C* Chorda dorsalis; *D* Darmanlage; *DU* dorsaler Umschlagsrand der Hautmuskelplatte; *E* Epidermis; *G* Ganglienanlage (angeschnitten); *H* und *HP* Hautplatte; *M* Rückenmark; *MP* Muskelplatte (Myomer); *S* Sklerotommasse; *VU* ventraler Umschlagsrand. V. 110.

Die zunächst polyedrischen Zellen der Muskelplatte, die sog. Myoblasten, wachsen entsprechend der Längsachse des Embryo in die Länge (Fig. 256), wobei ihre Kerne in einer Mittelzone des Myotoms angehäuft bleiben. Ihr Protoplasma enthält Plastokonten, welche bald ebenfalls eine Längsanordnung erkennen lassen, so daß sie am Querschnitt im Protoplasma verstreute Punkte darstellen. An den freien Rändern des Myotoms findet weiterhin die Bildung neuer Myoblasten statt.

Die spindelförmigen Myoblasten wachsen mit dem Myotom weiter in die Länge, ohne daß ihre Kerne zunächst Vermehrungserscheinungen zeigten (Calderara 1893, Duesberg 1910). Erst, wenn die segmentale Anordnung, die bei niederen Wirbeltieren zeitlebens erhalten bleiben kann, verloren geht, indem die Myoblasten die bindegewebigen Scheidewände zwischen sich, die Myophragmen, durchwachsen — wobei sie jedoch nicht mit den Myoblasten benachbarter Myo-

tome verschmelzen —, beginnen sich die Kerne reichlich zu teilen (nach Duesberg beim Huhn auf direktem Wege) und auseinanderzurücken. So werden die spindelförmigen Myoblasten zu zylindrischen Fasern, die zwischen zwei Kernen leicht eingezogen erscheinen.

Diese Bilder haben Veranlassung gegeben, daß man die Muskelfasern aus einer Verschmelzung hintereinanderliegender Myoblasten hervorgehen ließ (Schwann, Godlewski), während Prevost, Lebert und Remak ihre Entstehung aus einer Zelle erkannten.

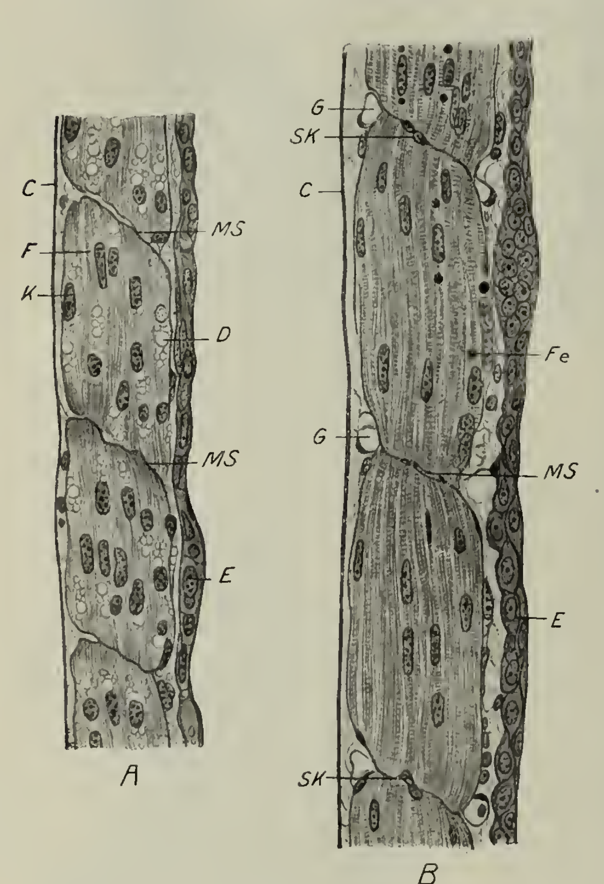


Fig. 256. Frontale Längsschnitte durch einige Myotome der einen Schwanzhälfte, *A* von einer 5 mm, *B* von einer fast 10 mm langen Larve vom Triton (Molge) crist. *C* Chordascheide; *D* Dotterplättchen; *E* Epidermis; *F* einseitig verdickter Fibrillenmantel; *Fe* osmiumgeschwärzte Kugeln; *G* segmentale Gefäße; *K* Kern der Muskelfaser; *MS* Myophragma; *SK* Kerne ins Myophragma eingewandert. V. 160.

Die quergestreifte Substanz tritt in den Myoblasten schon frühzeitig in Form von Fäden auf (Remak, 1850); beim Triton zu einer Zeit, wo die Zellen noch mit Dotterplättchen erfüllt sind, als einseitiger, oberflächlicher Fibrillenbelag (256, *A* bei *F*).

Die Fibrillen sollen nach neueren Angaben, die allerdings nicht unbestritten sind, aus den Plasto- oder Chondriokonten (Meves, Duesberg) entstehen. Diese rücken aus dem Zellinnern an die Oberfläche, verlieren ihre wellig gebogene Form und verlängern sich gleichzeitig mit der Zelle selbst, so daß sie endlich als gerade, dünne, homogene Fäden den Myoblasten der ganzen Länge nach durchsetzen. Im Inneren, besonders an den Kernpolen, bleiben noch Plastosomen und kurze, primitive Plastokonten als Reserve.

Diese homogenen Myofibrillen wandeln sich dann in variköse um, deren Anschwellungen in genau gleichen Abständen auftreten. Diese Abstände werden bald durch eine zweite Reihe kleinerer Anschwellungen halbiert, während die Substanz zwischen den Knötchen allmählich ihre Färbbarkeit verliert. Die zuerst aufgetretenen Knötchen verlängern sich zu Stäbchen, die in der Mitte auch eine Verdünnung zeigen können, und bilden die *Q*-Glieder der Fibrillen; die an zweiter Stelle aufgetretenen Knötchen nehmen mehr an Breite zu und werden zu den *Z*-Gliedern der Fibrillen.

Es entstehen also beide Hauptglieder aus derselben Substanz, doch entfärbt sich *Z* leichter als *Q*. Eine Krausesche Membran ist noch nicht vorhanden, sie kommt erst später durch die quere Verbindung der *Z*-Glieder mit festeren Sarkoplasmabrücken zustande. So entsteht an der Oberfläche der unterdessen vielkernig gewordenen Proto-

plasmasäule, die noch unverbrauchte Mitochondrien enthält, ein Mantel aus einer einfachen Lage von Fibrillen, welche die der fertigen Faser an Dicke übertreffen, daher als »primäre Säulchen« aufgefaßt werden müssen, durch deren Längsspaltung Generationen von Säulchen und Fibrillen entstehen. Die ersten embryonalen Fasern sind demnach gleichsam Fibrillenröhren, von kernhaltigem Protoplasma erfüllt (Fig. 257).

Bei niederen Wirbeltieren (Zyklostomen, Ganoiden) kommen auch breite, bandartige Anlagen von Muskelsubstanz vor, von deren äußeren Rändern sich runde Fasern abschnüren (Fig. 258, *RF*), während am Innenrande ein Säulchenbelag zunächst noch fehlt und die kernhaltige Protoplasmamasse frei hervorragt.

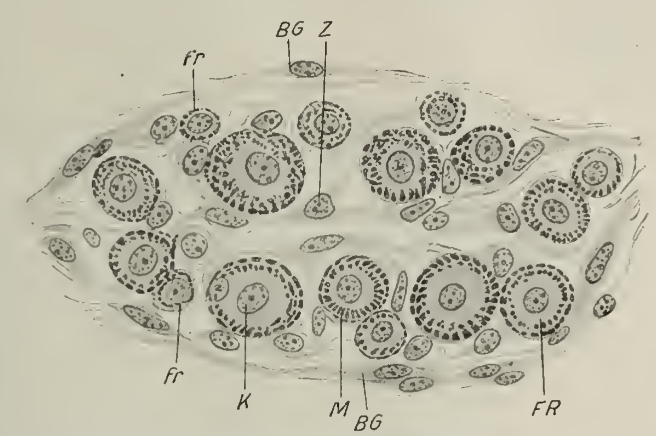


Fig. 257. Querschnitt durch ein embryonales Muskelbündelchen vom Schaf. Flemmings Gemisch. *BG* Zellen der Bündelgrenze (Anlage des Perimysium); *FR* sog. Fibrillenröhre (Muskelfaser im Querschnitt) mit doppelter Lage, *fr* mit einfacher Lage primitiver Fibrillen; *K* Kern der Sarkoplasmaachse; *M* primitive Muskelsäulchen; *Z* Zelle des Gallertgewebes. V. 740.

Die ersten dünnen Fibrillenröhren wachsen in die Länge und Dicke; durch die Bildung einer zweiten und weiterer Säulchenlagen wird das mitwachsende Protoplasma immer mehr verbraucht bis auf zarte Scheidewände, das Sarkoplasma der fertigen Faser. So wird aus der Röhre allmählich eine solide Faser.

Die Vermehrung der Fasern erfolgt teils aus dem Reservematerial an den Rändern der Myotome, teils durch Längsspaltung der Fasern (Fig. 259), die so lange möglich ist, als die Fasern noch Innenkerne besitzen. Diese gelangen bei den Säugetieren durch die Längsteilung (nach neueren Angaben durch Auswanderung) größtenteils an die Oberfläche. Besonders an den Sehnenansätzen findet man aber auch noch beim Erwachsenen eine größere Anzahl von Kernen im Innern der Faser.

Die Dickenzunahme der Muskeln erfolgt also einerseits, und zwar hauptsächlich, durch die der einzelnen Fasern um das 20—35 fache[1]) (Fig. 260), andererseits, in geringerem Grade, durch die Vermehrung der Fasern um das $1^1/_2$—5 fache[2]).

Die embryonalen Muskelfasern besitzen anfänglich noch kein Sarkolemm; dieses tritt erst später, bei menschlichen Embryonen vom 8. Monat an, auf und wird wahrscheinlich von der oberflächlichen Sarkoplasmalage gebildet, ähnlich, wie die Membran der Fettzellen von deren peripherem Protoplasma. Das Bindegewebe der Muskeln entsteht aus den in die Muskelplatten eingewucherten, mesenchymatischen Elementen der Kutisplatte.

Selbst beim Neugeborenen sind nicht alle Myoblasten aufgebraucht; man findet an der Oberfläche mancher Muskeln (z. B. unter der Faszie beim M. triceps neugeborener

1) Schiefferdecker (1909) berechnet die Querschnitte der Fasern des M. deltoides für den Embryo mit 62, für den Neugeborenen mit 97, für den Erwachsenen mit 1200 μ^2; für die Fasern des Zwerchfells betragen die analogen Zahlen: 34, 194, 750—1200. Nach eigenen Berechnungen zeigen die Fasern des M. gastroknemius beim Erwachsenen gegenüber jenen des 7 monatigen Embryos eine Dickenzunahme um das 33—34 fache.

2) Budge zählte im Gastroknemius eines 13 mm langen Frosches 1053, in dem eines erwachsenen 5711 Fasern. Aeby (1862) fand im Sartorius des Frosches eine Vermehrung der Fasern nur im Verhältnis von 1 : 1,4.

Kätzchen) noch Reservematerial, aus dem hier durch Neubildung von Muskelfasern nach embryonalem Typus eine Art appositionellen Wachstums der Muskeln stattfindet.

Man hat auch die sog. Muskelspindeln (siehe Nervengewebe) mit der Vermehrung der Muskelfasern in Zusammenhang gebracht. Eine solche Beziehung besteht jedoch nicht, da sich Muskelspindeln — die seither als spezifische Nervenendorgane erkannt worden sind — bis ins höchste Greisenalter finden, wenn lange schon jede Neubildung aufgehört hat (Christomanos und Strössner).

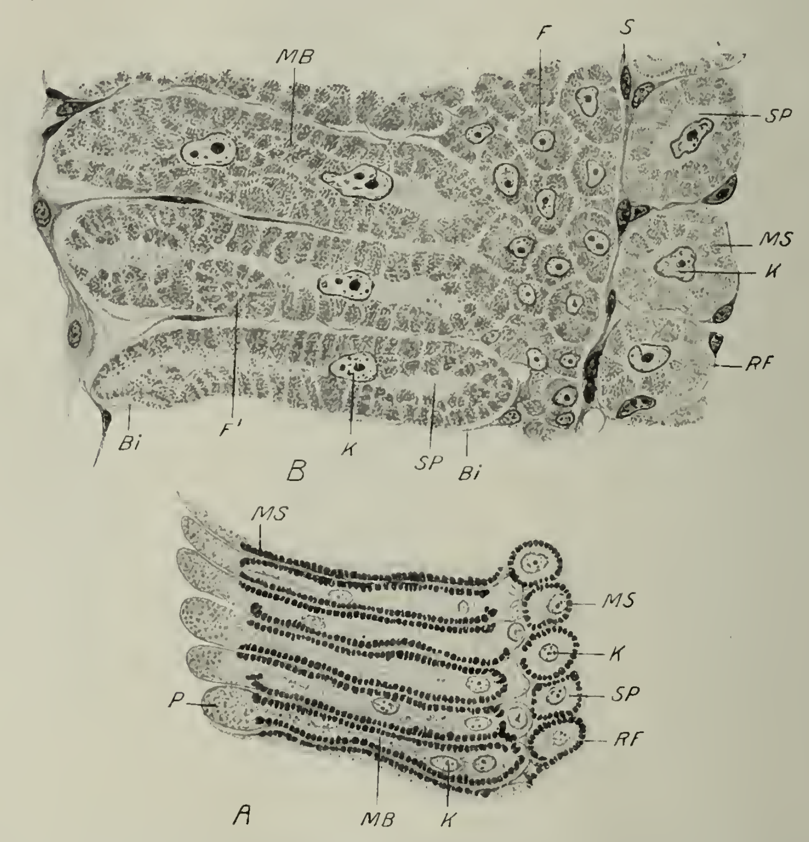


Fig. 258. Aus Querschnitten durch die Anlage der Seitenrumpfmuskulatur vom Stör (Acipenser sturio). Chromsäuresublimat. *A* Vom 9,5 mm langen (5 Tage alten) Embryo; *B* vom 15 mm langen (13 Tage alten) Embryo. *Bi* Bindegewebige Scheidewände zwischen den Muskelbändern; *F* vom äußeren Ende der Muskelbänder abgespaltene Muskelfasern: *F'* Abgrenzung einer Muskelfaser mit radiären Randsäulchen innerhalb eines Muskelbandes: *K* innenständige Muskelkerne; *MB* Muskelblätter (innen); *MS* Muskelsäulchen; *P* inneres protoplasmatisches Ende der jungen Muskelblätter; *RF* Anlage zylindrischer Muskelfasern an der Außenfläche; *S* bindegewebige Scheidewand zwischen diesen und den Muskelblättern: *SP* Sarkoplasma. V. 740.

Das Wachstum der Muskeln ist aber, ähnlich wie das des Knochengewebes, nicht ein durchaus kontinuierliches; es kommt in seinem Laufe auch zur Zerstörung von Muskelsubstanz, Erscheinungen, die man als Sarkolyse bezeichnet.

Bei Tieren, die eine Metamorphose durchmachen, z. B. bei Anuren, die ihre Schwänze zurückbilden, ist eine Rückbildung von Muskelsubstanz ohne weiteres klar. Aber auch beim Menschen und Säugetier kommen solche Rückbildungsvorgänge, besonders an den Muskelansätzen vor. Nur in seltenen Fällen werden die Muskeln einem Auseinanderrücken ihrer Ursprungs- und Ansatzpunkte durch einfaches Längen-

wachstum folgen können. Bei stärkeren seitlichen Verschiebungen der Skeletteile muß der Ansatz wieder gelöst werden, und dies geschieht durch die Sarkolyse.

Sie besteht im wesentlichen darin, daß der kontraktile Fibrillenmantel sich in geringerer oder größerer Ausdehnung verdichtet und verdickt — in einer Form, die an die Verdichtungsknoten oder -scheiben absterbender Muskelfasern (S. 202) erinnert —, während die Kerne des axialen Bildungsprotoplasmas sich so vermehren, daß sie förmliche Kernsäulen bilden (Fig. 261, *1—4*).

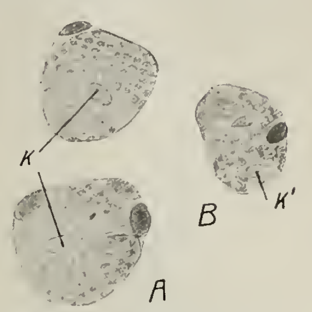
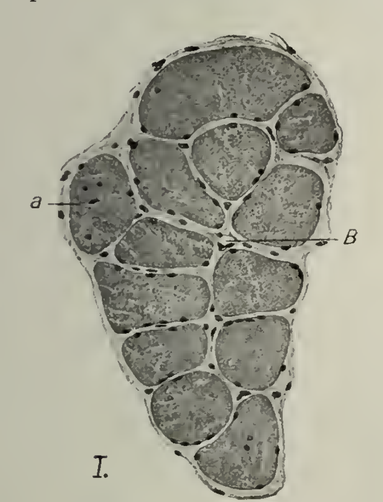


Fig. 259. Längsspaltung quergestreifter Muskelfasern am Querschnitt. *A* Vom 12tägigen Kätzchen. *B* vom 7 cm langen Eichhörnchenembryo. *K* bei der Teilung an die Oberfläche gelangende Kerne; *K'* innenständige Kerne der geteilten Fasern. Müllers Flüssigkeit. H. E. V. 800. (S.).

Endlich bröckelt dieser verdickte Mantel von kontraktiler Substanz ab, oft in Form deutlicher Halbröhren oder -ringe, und diese Bruchstücke kommen als mit Eosin stark färbbare Sarkolyten (Fig. 262, *a*, *a'*) zwischen die Fasern zu liegen, um hier eingeschmolzen zu werden. Manchmal können Faserabschnitte auch in kernhaltige Stücke (Sarkolyten) zerfallen und samt dem Kern der Resorption unterliegen. Kleinste Sarkolyten können auch von Phagozyten aufgenommen werden.

Die Kerne der frei gewordenen axialen Protoplasmasäulen rücken auseinander, und an der Oberfläche der letzteren entstehen neue Fibrillen im Zusammenhange mit den alten. So kann an solchen sarkolytischen Fasern ein lebhaftes Längenwachstum der Fasern stattfinden, wobei diese an ihren neuen Ansatzpunkt gelangen. Andererseits kann Muskelsubstanz ganz zugrunde gehen, wo dies für die Formgestaltung des Muskels nötig ist; dieser Vorgang wäre mit der modellierenden Knochenresorption in eine Linie zu stellen.



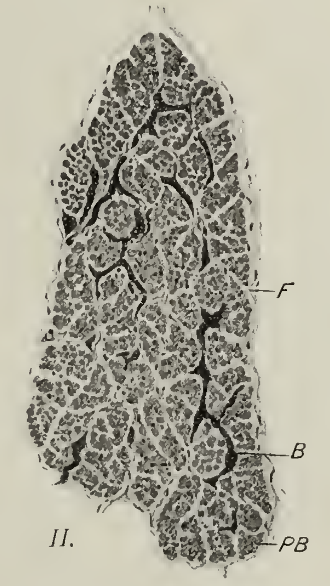


Fig. 260. Querschnitte durch den gleichnamigen Muskel vom Erwachsenen (*I.*) und vom 6monat. Fetus (*II.*) (*M.* gastroknemius. Müllers Fl.) Man beachte den Dickenunterschied der Fasern. *a* eine Faser mit innenständigen Kernen (Längsspaltung); *B* Blutgefäß; *PB* Primärbündel, das nach seiner Faseranzahl dem in *I.* entspricht; *F* fulkrales Bindegewebe. V. 110. (S.)

Entwicklung der Herzmuskelfasern, Die Anlage des Myokards ist ursprünglich ein Syncytium von verästelten Zellen, zwischen denen keinerlei Grenzen sichtbar sind. Die Entwicklung der Myofibrillen geht in derselben Weise vor sich, wie bei

den Skelettmuskelfasern, doch entstehen sie unabhängig von den ursprünglichen Zellterritorien, und es tritt hier frühzeitig eine Vermehrung der Fibrillen durch Längsspaltung hinzu.



Fig. 261. Sarkolytische Muskelfasern eines 12—13 wöchigen Embryo. *1—4* im Längs-, *5* im Querschnitt neben normalen Fibrillenröhrchen. *1* und *2* Beginn der Sarkolyse, geringe Verdickung, Kernsäulenbildung, Verdichtungsknoten und -scheiben an den dünnen normalen Faserteilen. Bei *3* dickes sarkolytisches Faserende, bei *S* schon in Sarkolyten zerfallend; *a* verdichtete, *b* normale Faserabschnitte; *k* Kernsäule im Innern; *4* ein freies sarkolytisches Faserende mit dunklen quergestellten Kernen; bei *a* Übergang in die normale Faser. V. 560. (S.)

4. Das Nervengewebe.

Das Nervengewebe ist das höchststehende animalische Gewebe.

Seine Elemente sind im wesentlichen hoch differenzierte Zellen (Nervenzellen, Ganglienzellen; Neurozyten) von verwickeltem Bau, die einerseits untereinander, andererseits mit den Aufnahme- und Erfolgorganen, d. h. der Haut, den Sinneszellen, Muskeln, Drüsen usw. durch Kontakt in Berührung stehen.



Fig. 262. Sarkolyten zwischen normalen Fibrillenröhren. Ansatz des M. cucullaris an die Skapula eines 12 - 13 wöchigen Embryo. *a* Sarkolyten mit Einschmelzungssaum; *a'* ein solcher in Form einer kurzen Halbrinne; *b* kleinstes Bruchstück; *k* Kern. V. 560 (S.).

Die Kontakte werden durch Ausläufer dieser Zellen vermittelt, welche man als Protoplasmafortsätze (Dendrite) und Nervenfortsätze (Neuraxone oder Axone schlechtweg, Neurite) bezeichnet. Sie können sehr kurz oder sehr lang sein; die längsten Neurite erreichen beim Menschen eine Länge von über einem Meter. Sie sind offenbar die leitenden Organe, welche die nervösen Impulse auf die Endapparate und andererseits auch auf Nervenzellen verschiedener Art übertragen.

Die Reizleitung geschieht mit großer Geschwindigkeit (Helmholtz); nach den neueren Untersuchungen beträgt sie beim Menschen 120 m in der Sekunde. Die wesentlichen Vorgänge der Erregung finden in den Neurozyten statt.

Zelle und reizleitende Fortsätze bilden eine Einheit, die man als Neuron oder Neure[1]) bezeichnet. Sie ist nicht nur als anatomische, sondern auch als physiologische und genetische Einheit aufzufassen.

1) Von *το νεῦρον* oder *ἡ νευρά* (Plur. die Neuren). Die ursprüngliche Ableitung von *ὁ νευρών* (Waldeyer) (Plur. die Neuronen) ist begrifflich anfechtbar. Die von Kölliker vorgeschlagene Bezeichnung Neurodendridion (Nervenbäumchen) konnte sich wegen ihrer Länge nicht durchsetzen.

Die Elemente des Nervengewebes zerfallen in solche des peripherischen und in solche des zentralen Nervensystems.

Erstere sind stets von bindegewebigen Bildungen umschlossen und sowohl voneinander als auch von benachbarten Geweben isoliert. In den Zentralorganen ist diese isolierende und umhüllende Substanz von spezifischer Form und Herkunft (Neuroglia).

Es empfiehlt sich, der Übersichtlichkeit wegen, die Nervenfasern und Nervenzellen getrennt zu besprechen.

Die Nervenfasern.

Im peripheren Nervensystem treten die reizleitenden Fasern in den Vordergrund [1]), welche einen sehr verwickelten und nicht überall denselben Bau haben.

Die verbreitetste Form sind die sog. markhaltigen oder doppeltkonturierten Nervenfasern, welche in den Nervenstämmen zu kleinen Bündelchen vereinigt sind. Sie stellen drehrunde, leicht isolierbare Fasern von scharf begrenzter, glatter Oberfläche, sehr verschiedener Dicke und stets beträchtlicher Länge dar. Die Dicke schwankt zwischen 2—20 μ und steht zur Länge in Beziehung, andererseits auch zum Alter, indem die längsten Fasern auch am dicksten, während alle jugendlichen Fasern dünn sind. Die Länge übertrifft stets die des Nervenstammes, in dem die Faser verläuft.

Die Isolierbarkeit beruht auf dem Vorhandensein eines feinsten Häutchens, des Neurilemms [2]) oder der Schwannschen Scheide, welches die Oberfläche der Faser bedeckt und eine zweite Umhüllung von halbflüssiger Konsistenz und fettartigem Glanze, welche die Faser in frischem Zustande doppeltkonturiert erscheinen läßt, die sog. Mark- oder Myelinscheide (Fig. 263) einschließt. Diese umhüllt erst den wesentlichsten, leitenden Teil der Nervenfaser, den sog. Achsenzylinder (aus der ursprünglichen Bezeichnung von Purkinje: cilindri axis) oder Neuraxon, Axon, Neurit, welcher mit dem Protoplasma der Zelle zusammenhängt. Er ist ebenfalls sehr weich, aber blaß und läßt im frischen Zustande keine Struktur erkennen. Daher erscheint die frische Faser wie eine Röhre mit stark lichtbrechender Wandung, an der auch das Neurilemm als solches nicht zu erkennen ist.

Das stark lichtbrechende Mark verleiht den peripheren Nervenstämmen ihr weißes Aussehen.

Die Substanz der Markscheide, das Myelin, zeigt ein sehr eigentümliches physikalisches Verhalten. Obwohl es sehr weich, fast flüssig ist und daher leicht deformiert wird, kann es doch nicht als eine Flüssigkeit aufgefaßt werden, da es deutlich doppeltbrechend ist.

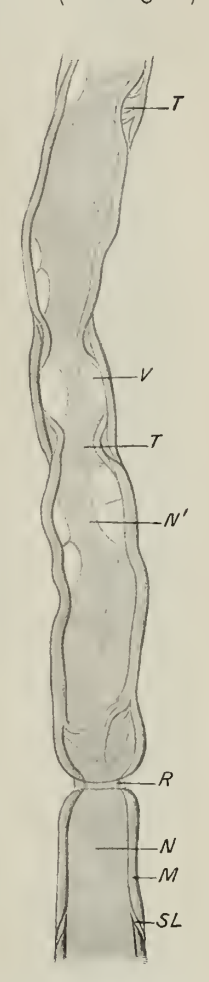


Fig. 263. Eine frisch isolierte, aber schon teilweise veränderte markhaltige Nervenfaser aus dem N. ischiadicus des Frosches. *M* Markscheide; *N* Neurit; *N'* retrahiert (Achsenzylinderbild); *R* Ranviers Einschnürung; *SL* Schmidt-Lantermansche Inzisur; *T* Trichterstrukturen im Bereich der schiefen Inzisuren; *V* Vakuolen, postmortale Veränderungen. V. 740.

1) Man hat sie lange vor den Zellen gekannt und ehe man entdeckt hat, daß jede Faser aus einer Zelle entspringt. Erst 1842 hat Helmholtz bei Wirbellosen einen solchen Zusammenhang festgestellt. 1844 konnte Kölliker dieselbe Beobachtung bei Säugetieren machen.

2) Als Neurilemm wurde von den älteren auch das Bindegewebe der Nerven bezeichnet.

Orientiert man eine frische Nervenfaser zwischen gekreuzten Nicols über der Gipsplatte Rot I. Ordnung parallel zur Additionsrichtung, so erscheint sie in sinkender Farbe, gelb, also umgekehrt, wie ein gleichsinnig orientiertes Bindegewebsbündel (Taf. IV, Fig. 117). Man darf aber daraus nicht den Schluß ziehen, daß der Charakter dieser Doppelbrechung ein negativer ist, bevor man die Richtung der optischen Achse festgestellt hat.

Untersucht man markhaltige Nerven an Gefrierquerschnitten, dann zeigen die einzelnen Fasern Kreuze, deren in die Additionsrichtung fallender Balken blau erscheint, während der darauf senkrechte gelb gefärbt ist.

Die optischen Axen liegen also nicht in der Längsrichtung der Fasern, sondern in Radien senkrecht zur Oberfläche, und der Charakter der Doppelbrechung ist wieder ein positiver.

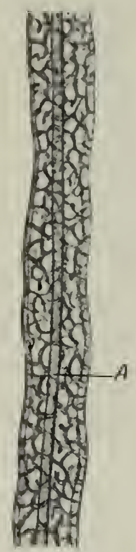
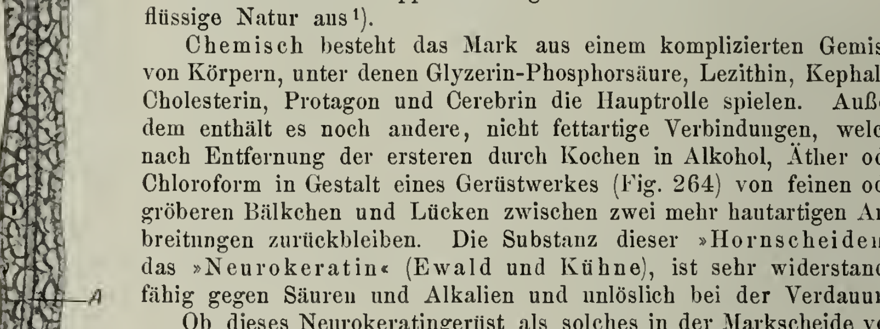


Fig. 264. Neurokeratingerüst einer markhaltigen Nervenfaser vom Frosch. In absolutem Alkohol gekocht, mit Eosin gefärbt. A Achsenzylinder. V. 740.



Diese bleibende Doppelbrechung des Markes schließt dessen rein flüssige Natur aus[1]).

Chemisch besteht das Mark aus einem komplizierten Gemisch von Körpern, unter denen Glyzerin-Phosphorsäure, Lezithin, Kephalin, Cholesterin, Protagon und Cerebrin die Hauptrolle spielen. Außerdem enthält es noch andere, nicht fettartige Verbindungen, welche nach Entfernung der ersteren durch Kochen in Alkohol, Äther oder Chloroform in Gestalt eines Gerüstwerkes (Fig. 264) von feinen oder gröberen Bälkchen und Lücken zwischen zwei mehr hautartigen Ausbreitungen zurückbleiben. Die Substanz dieser »Hornscheiden«, das »Neurokeratin« (Ewald und Kühne), ist sehr widerstandsfähig gegen Säuren und Alkalien und unlöslich bei der Verdauung.

Ob dieses Neurokeratingerüst als solches in der Markscheide vorgebildet ist, wie seine Entdecker geglaubt haben, ist fraglich.

Das Mark verändert sich sehr leicht, und zwar auch bei Zusatz sog. indifferenter Flüssigkeiten, dann beim Absterben und bei mechanischen Insulten. Meist treten Tröpfchenbildungen mannigfacher Art auf, und man hat dann von einer Markgerinnung gesprochen, obwohl es sich nur um eine Zersetzung handelt.

Diese Vorstellung rührt aber noch aus der Zeit, in welcher man die markhaltigen Nervenfasern im lebenden Zustande für einfach konturierte, glasartig durchsichtige Gebilde hielt (M. Schultze, Kölliker), an denen die Doppelkontur erst nach dem Tode durch einen Gerinnungsvorgang auftreten sollte. Ranvier hat aber an lebenden Nerven (in der Lunge des Frosches, an den ganz dünnen Nervenbündelchen, welche durch die Lymphsäcke ziehen) das Vorhandensein der Doppelkontur festgestellt.

In stark verdünnter Kochsalzlösung oder in Wasser quillt das Mark, dabei tritt eine blätterartige Schichtung auf, indem quellbare, lösliche Teile sich von festeren, nicht löslichen trennen. An den abgeschnittenen Enden quillt das Mark in Form solcher mannigfaltig gestalteter, wolkenartiger, konzentrisch geschichteter Massen hervor, die man als Myelinformationen bezeichnet hat (Fig. 265)[2]).

Bei bestimmten Vorbehandlungen (mit Orths Gemisch, auch Sublimat, Zenkers Flüssigkeit) zeigt die Markscheide am Querschnitt eine deutlich radiäre Struktur (Radspeichenstruktur, Fig. 266).

---

1) Allerdings spricht Lehmann von tropfenbildenden flüssigen Kristallen, deren Moleküle selbst doppeltbrechend sein und in der Flüssigkeit eine gegenseitig richtende Wirkung aufeinander ausüben sollen; aber auch hier kann es sich nicht um Flüssigkeiten im physikalischen Sinne, welche eine freie Beweglichkeit der Teile nach allen Richtungen des Raumes zur Voraussetzung haben, handeln, sondern um Kristalle, in denen die Kohäsion schwächer ist, als die Kapillarwirkung. Vgl. Anm. S. 202.

2) In frischen Isolationspräparaten kann man Myelintröpfchen durch ihre Form, die von der kugeligen meist abweicht und ihren Doppelkontur leicht von echten Fetttröpfchen unterscheiden, die stets einfach konturierte Kügelchen darstellen.

Das einzige Mittel, die Form der Markscheide so wie im Leben zu erhalten, ist die Behandlung mit Osmiumsäure; dabei wird das Mark hart und nimmt eine viel tiefer schwarze Färbung an als Fett. An solchen osmierten Nerven (Fig. 267) hat man zuerst nachgewiesen, daß die Markscheide von Stelle zu Stelle unterbrochen ist. Da sie mit zugeschärftem Rande aufhört und vorher

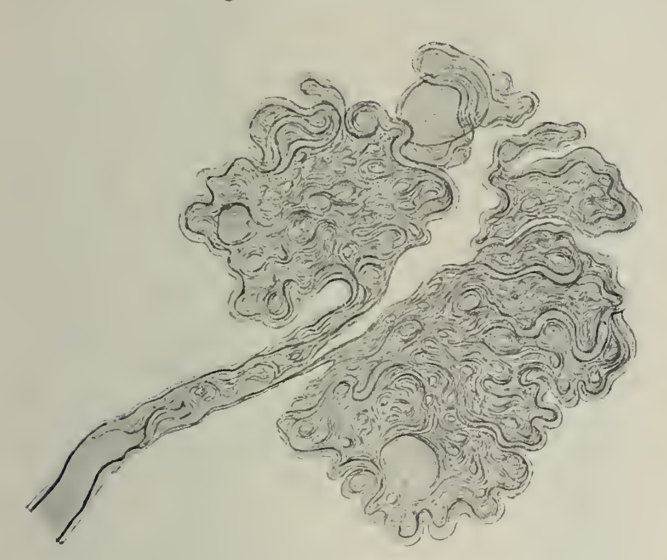


Fig. 265. Aus dem Schnittende einer frischen markhaltigen Nervenfaser vom Frosch auf Wasserzusatz austretende Myelinmassen (sog. Myelinformationen). V. 380.

nicht selten etwas verdickt ist, entsteht der Eindruck, als wäre die Nervenfaser an solchen Stellen eingeschnürt; man hat diese Unterbrechungen daher als Schnürringe (Ranvier) bezeichnet.

Die Entfernung dieser Schnürringe steht mit der Dicke der Nervenfaser in Zusammenhang; an den dicksten Fasern beträgt sie etwa 1 mm. Dünnere Fasern zeigen sie in geringeren Abständen.

Zwischen je zwei Schnürringen lassen die Fasern der Säugetiere und des Menschen an der Innenseite des Neurilemms, in eine Nische des Markes eingedrückt, je einen länglichen Zellkern erkennen (Fig. 267, *A*).

Bei Fischen finden sich zahlreiche Kerne zwischen zwei Einschnürungen.

Außer den Ranvierschen

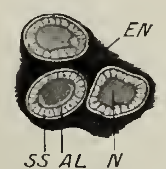


Fig. 266. Querschnitt durch drei Fasern des N. medianus einer 75jährigen Frau. Müllers Fl.-Formalin, MallorysBindegewebsfärbung. *EN* Tiefblau gefärbtes Endoneurium; *S S* Schwannsche Scheide; *AL* Axolemm; *N* Neuritfortsatz (Axenzylinder; in einer Faser etwas retrahiert). V. 740.

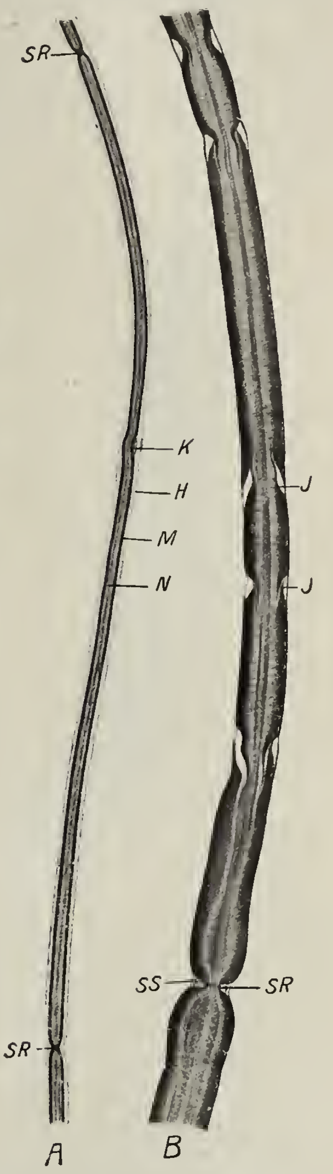


Fig. 267. Markhaltige Fasern des N. ischiadicus vom Frosch. Gespannt, 1% Osmiumtetroxyd. *A* Faserabschnitt zwischen zwei Schnürringen *SR* (fast 200 μ); *K* Kern, *M* Markmantel, *N* Neurit, *H* Key-Retziussche Fibrillenscheide. V. 70. — *B* Schmidt-Lantermansche oder schiefe Inzisuren *J*. *SS* Schwannsche Scheide über den Schnürring wegziehend. V. 500.

Schnürringen sieht man an vielen Fasern, aber nicht immer, eine größere Anzahl (20—30, Boll) trichterförmiger Markunterbrechungen, die bald gegeneinander, bald gleichsinnig angeordnet erscheinen und wodurch der Markmantel zwischen zwei Schnürringen in zylindrokonische Segmente geteilt erscheint. Im Profil gesehen, erscheinen sie als schief zur Längsachse den Markmantel durchsetzende Spalten (Fig. 267, *B*), weshalb man sie schiefe oder, nach den Entdeckern, Schmidt-Lantermansche Inzisuren nennt.

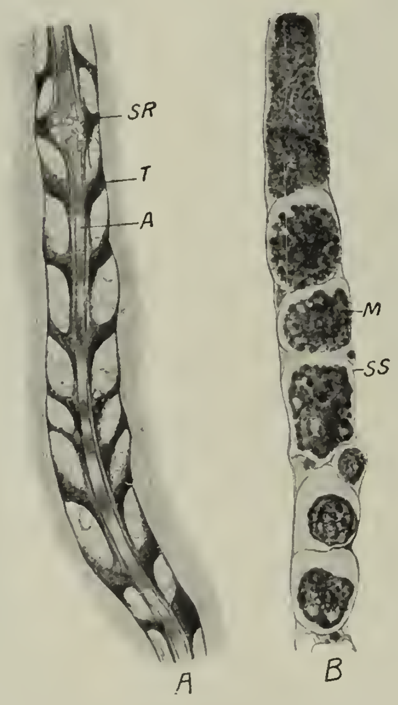


Fig. 268. Zwei Fasern aus einem (durch Stich) durchschnittenen N. ischiadicus vom Menschen. Markscheidenfärbung nach Weigert. *A* Aus dem zentralen Stumpf. Deutliche Golgische Trichter (*T*) den Inzisuren entsprechend. *A* Achsenzylinder; *SR* Schnürring (?). *B* Aus dem peripheren Stumpf. Zerfall des Markes in Klumpen *M*. *SS* Neurilemm. V. 740.

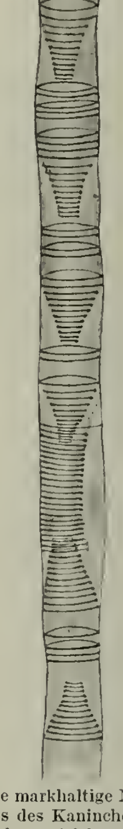


Fig. 269. Eine markhaltige Nervenfaser vom N. ischiadicus des Kaninchens. Osmiumbichromat und nachfolgende Silbernitratbehandlung. Golgische Spiralen und Trichter. (Nach Golgi.)

Sie wurden zuerst von Zawerthal (1874) beschrieben, der sie irrtümlich für wirkliche Unterbrechungen der Schwannschen Scheide hielt.

Es handelt sich um eine Substanz, die man durch die Markscheidenfärbung nach Weigert mit nachfolgender starker Extraktion positiv färben kann. Man erhält dann eigentümliche Bilder von ineinander gesteckten oder auch gegeneinander gerichteten Trichtern, die man als Zwischen- oder Golgische Trichter bezeichnet (Fig. 268, *A*).

Diese schiefen Inzisuren stehen in Beziehung zu einem fibrillären Stützapparat des Markes. Golgi konnte an der frischen Faser in der Gegend der Inzisuren eine feine, fibrilläre Querstreifung beobachten (Fig. 263, *T*). An Fasern, die mit Chrom-Osmiumsäuregemisch fixiert und dann mit Silbernitrat behandelt wurden (Fig. 269), sieht man spiral verlaufende, feinste Fasern, welche im engen Trichterteil den Achsenraum um-

ziehen und in ansteigenden und immer weiter werdenden Spiralen bis an die Schwannsche Scheide verlaufen. Diese spiral gebauten Trichter sollen sogar isolierbar sein und ein stützendes Skelett des Markes darstellen.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hier nicht um ein normales Strukturverhältnis, sondern um den Ausdruck einer Schädigung des Markmantels handelt. So sind z. B. an durchschnittenen Nerven, während der Heilung, diese Trichter in ganz

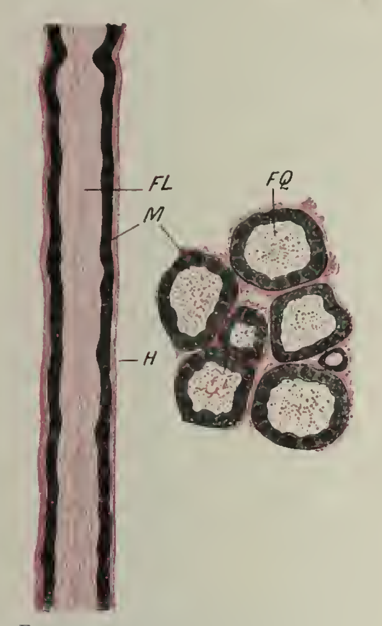


Fig. 270. Längs- und Querschnitte gespannter, in 2% Osmiumsäure fixierter Fasern des N. ischiadicus vom Winterfrosch. Fibrillenfärbung nach Kupffer *FL* Fibrillen längs; *FQ* quer; *M* Markscheide; *H* Endoneuralscheide. V. 740.

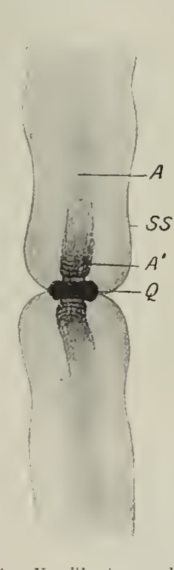


Fig. 271. Versilberte markhaltige Faser aus dem N. ischiadicus vom Frosch. Ranviers Kreuz. *Q* Querbalken (Kittring); *A'* Achsenzylinder mit geschichteten Silberniederschlägen (Frommannschen Streifen); *A* ungefärbter Achsenzylinder; *SS* Neurilemm. V. 740.



Fig. 272. Eine variköse Nervenfaser aus dem Rückenmark des Ochsen; 1/10% Osmiumsäure. Bei *A* der Achsenzylinder in einer Varikosität sichtbar. Das Mark zeigt eine Art von Aufblätterung. V. 740.

außerordentlicher Weise entwickelt (Fig. 268, *A*). Das Neurilemm zieht über diese Inzisuren ebenso, wie über die Schnürringe ununterbrochen hinweg; nur daß es an letzteren eine leichte Einziehung zeigt.

Neurilemm und Markscheide sind jedoch nur akzessorische, offenbar schützende und isolierende Umhüllungen des wichtigsten Teiles der Nervenfaser, des axial gelegenen Zellfortsatzes, des Neurits oder Neuraxons, auch Axon schlechtweg, nach der Form an schlecht fixierten Fasern auch Achsenzylinder (Fig. 264) oder Achsenband genannt.

Am Ursprung und am Ende der Nervenfaser ist er allein vorhanden, indem der aus der Zelle austretende Fortsatz erst allmählich seine sekundären Hüllen erhält und diese vor der Endigung wieder verliert.

Der Axon besitzt einen fibrillären Bau, besteht aus feinsten Achsenfibrillen (Neurofibrillen, Neuronemen), welche in einer weichen, ziemlich reichlichen Kittmasse, dem Neuroplasma, das auch feinste Körnchen enthält, gleichmäßig verteilt sind.

Man kann die Achsenfibrillen an sorgfältig gespannten und in Osmiumsäure fixierten Fasern mit Säurefuchsin färben (v. Kupffer) und sieht sie dann als glatte, rot gefärbte Fäden in anscheinend paralleler Anordnung, an Querschnitten als gleichmäßige Punktierung, den Achsenraum einnehmen (Fig. 270).

An der Oberfläche des letzteren verdichtet sich das Neuroplasma zu einer festeren, begrenzenden Schichte, die als Axolemm (Fig. 266) bezeichnet wurde.

Die Achsenfibrillen durchziehen ununterbrochen das Innere der Nervenfaserröhre der ganzen Länge nach. In der Gegend der Schnürringe, wo das Mark fehlt, erscheinen die Fibrillen stets dichter aneinander gedrängt, aber auch an Zahl verringert, d. h. sie spalten sich an beiden Seiten des Schnürringes durch Längsteilung auf, so daß ihre Zahl wesentlich zunimmt. Im Schnürring ist das Axolemm durch einen Ring von Kittsubstanz mit der Schwannschen Scheide verbunden.

Behandelt man frische Nervenfasern mit Silbernitat, so entstehen nach der Reduktion an den Stellen der Schnürringe eigentümliche kreuzartige Figuren (Ranviersche Kreuze) dadurch, daß das Silber nur an den Stellen, wo das Mark fehlt, eindringen kann und einerseits den Kittring (Fig. 271), andererseits den Achsenzylinder schwärzt. Manchmal sieht man von dieser Stelle aus eine Querstreifung sich an der Oberfläche des Achsenzylinders verschieden weit ausdehnen, die bald sehr enge ist und aus feinsten Silberkörnchen besteht, bald wieder gröber erscheint. Man hat sie nach ihrem Entdecker als Frommannsche Querstreifen bezeichnet. Sie haben nichts mit der Struktur der Nervenfaser zu tun, sind vielmehr eine rein physikalische Erscheinung, beruhend auf einer phasenmäßigen Ausfällung der Silberkörnchen aus der vordringenden Silberlösung, wie sie auch an anderen Gewebselementen und kolloidalen Substanzen (Leimgallerten) auftritt (H. Rabl).

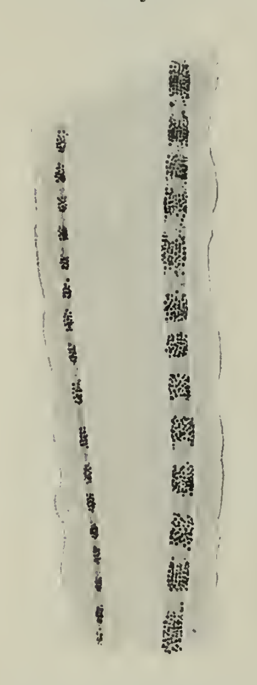


Fig. 273. Eine dünne und eine dicke markhaltige Nervenfaser aus dem Rückenmark des Ochsen. Versilbert. Frommannsche Streifen. Präparat von Prof. H. Rabl. V. 740.

Die Erscheinung ist aber insofern von Interesse, als sie die Wege anzeigt, auf welchen das ernährende Plasma zur Nervenfaser gelangen kann. Die Markscheide scheint einem Eindringen von Flüssigkeit Widerstand zu leisten, daher ist sie stellenweise unterbrochen, und von diesen Punkten aus dürfte auch das ernährende Plasma ein- und längs des Achsenzylinders vordringen.

Die markhaltigen Fasern der Zentralorgane und des Sehnerven entbehren der Schwannschen Scheiden. Zwischen ihnen findet sich eine eigentümliche Substanz von filzartig durchflochtenen Fäserchen und Zellen ektodermal-epithelialer Herkunft, die sog. Neuroglia, welche die Fasern rings umgibt.

Sie lassen sich daher im frischen Zustande kaum isolieren, wohl aber, wenn man Stückchen der zentralen weißen Rindensubstanz früher mit $^1/_{10}$ % iger Osmiumsäure erhärtet und dann in Wasser zerschüttelt. Sie zeigen dann die Markhülle streckenweise in Form von Tropfen angesammelt, was ihnen ein variköses Ausssehen verleiht (variköse Nervenfasern) (Fig. 272); streckenweise liegt der nackte Achsenzylinder vor. Im Leben bildet jedoch das Mark ebenfalls eine ganz gleichmäßige Umhüllung, welche stellenweise Unterbrechungen zeigt, wenn auch Schnürringe wie in den peripheren Nerven fehlen. Doch sollen im Mark schiefe Inzisuren und Golgische Spiralentrichter vorhanden sein und ihm zur Stütze dienen. Die Dickendurchmesser schwanken hier in noch weiteren Grenzen, indem die dünnsten Fasern etwa 1 μ, die dicksten 20 μ betragen.

Bei Versilberung gelingt es, Frommannsche Streifen auf viel längere Strecken an der Oberfläche der Achsenzylinder zu erzeugen (Fig. 273), was im Mangel eines, das Eindringen des Silbers behindernden Neurilemms seine Erklärung findet.

Marklose Nervenfasern. Marklos sind zunächst sämtliche Nervenfasern des Embryo; weiter beim Erwachsenen die markhaltigen Fasern an ihrem Ursprung aus

den Ganglienzellen und an ihrem Ende. Marklos sind ferner die Nervenfasern bei der Mehrzahl der Wirbellosen (nur bei einigen Arthropoden kommen gelegentlich wenige markhaltige Fasern vor), bei den Zyklostomen und Amphioxus. Bei den höheren Tieren finden sich marklose Fasern im Zentralnervensystem, im N. olfactorius und im N. sympathicus. Hier, und zwar in den Milznerven des Ochsen, wurden sie zuerst von Remak (1838) genauer beschrieben; daher nennt man sie auch Remaksche oder, wegen ihres Aussehens im frischen Zustande, graue Nervenfasern.

Sie sind sehr weich, wegen der grauen bis graurötlichen Farbe schwer zu sehen und schwer von Bindegewebe zu unterscheiden. Bei Essigsäurezusatz tritt jedoch keine Quellung ein, dagegen werden langgestreckte Kerne in so großer Anzahl deutlich sichtbar, wie dies bei Bindegewebsbündeln niemals der Fall ist (Fig. 274, *A*).

Diese Kerne gehören den Schwannschen Scheiden der Fasern an, zwischen denen sich auch fibrilläres Bindegewebe findet.

Die frischen Fasern sind schwer zu isolieren, grenzen sich aber an dünnen Stellen, eben durch das Neurilemm, scharf voneinander ab.

Fig. 274. Marklose Nervenfasern aus der Milz vom Ochsen. 5% Ammoniumbichromat. *A* Ein Bündelchen bei 500facher V. *k* Kern des Endoneuriums. Die anderen Kerne gehören der Schwannschen Scheide an. — *B* Eine einzelne Faser bei 740facher V. *SS* Neurilemm, bei *F* eine Falte bildend; *K* Kern der Schwannschen Scheide; *N* der fibrilläre Neurit.

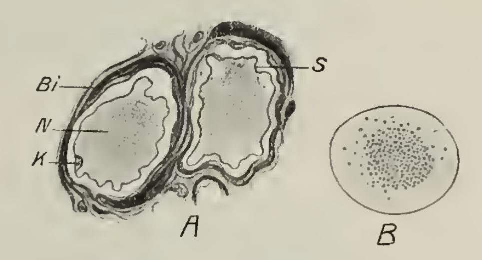


Fig. 275. Marklose Nervenfasern von Petromyzon am Querschnitt. *A* P. marinus, Alkohol. *Bi* Bindegewebe; *K* Kern der Schwannschen Scheide; *N* Neurit (Achsenzylinder); *S* Schwannsche Scheide (gefaltet infolge der Schrumpfung). V. 740. — *B* Ein Achsenzylinder von P. fluviatilis Hermanns Gemisch. Paraffinquerschnitt (nach P. Schiefferdecker). V. 700

Dieses (Fig. 274, *B*) umschließt die leitende Faser, die wieder aus Neurofibrillen und einem weichen Axoplasma besteht.

An Querschnitten erhält man, je nach dem Fixierungsmittel und je nach der Art des Nerven verschiedene Bilder[1]). Die vom Neurilemm umschlossenen Fasern haben nämlich entweder den Wert von einfachen Achsenzylindern (bei den Wirbellosen und niedrigsten Wirbeltieren, Embryonen, die marklosen Anfänge und Enden der markhaltigen Fasern und ein Teil der Sympathikusfasern) oder den von Achsenzylinderbündeln, wie die meisten Sympathikusfasern und der Olfaktorius.

1) An Querschnitten durch den Sympathikus (Milznerven z. B.) kann man stets auch einzelne markhaltige Fasern eingestreut finden, wie man umgekehrt in gemischten Nerven (z. B. Vagus) zwischen den vorwiegend markhaltigen spärliche marklose Fasern beobachten kann.

Im ersten Falle sieht man an Querschnitten durch gut, in Osmiumsäure, fixierten Fasern eine gleichmäßige, feinste Punktierung, welche von den Neurofibrillen herrührt und der Fibrillenfelderung einer Muskelfaser verglichen werden kann (Fig. 275). Im letzteren Falle, besonders schön beim Riechnerven (Fig. 276), sieht man zu Bündeln vereinigte Fasern, die für sich wieder aus verhältnismäßig dicken, leicht isolierbaren Fäserchen bestehen, die den Muskelsäulchen entsprechen würden. Jedes solche Fäserchen stellt den Neurit einer Olfaktoriuszelle in der Riechschleimhaut dar und besteht für sich wieder aus Neurofibrillen.

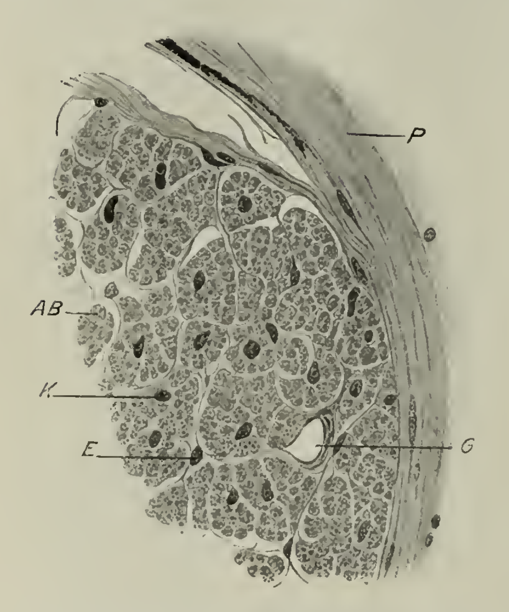


Fig. 276. Aus einem Querschnitt durch ein Bündel des N. olfactorius vom Frosch. Pikrinsublimat. *AB* Achsenzylinderbündel; *E* Endoneuralkern; *G* Blutgefäß; *K* Schwannscher Kern; *P* Perineuralscheide. V. 380.

An schlecht fixierten Fasern, an denen das Neuroplasma gequollen ist, werden die Fibrillen an die Peripherie gedrängt, so daß die Querschnitte als punktierte Ringelchen erscheinen, deren Oberfläche das Neurilemm bildet, dem die punktförmigen Querschnitte dicht anliegen (Fig. 277).

Im Zentralnervensystem stellen die marklosen Fasern endlich nackte, scheidenlose Achsenzylinder dar, welche feinste, variköse Anschwellungen zeigen können, die wahrscheinlich vom Axoplasma herrühren (Fig. 278).

Solche variköse, mark- und scheiden-

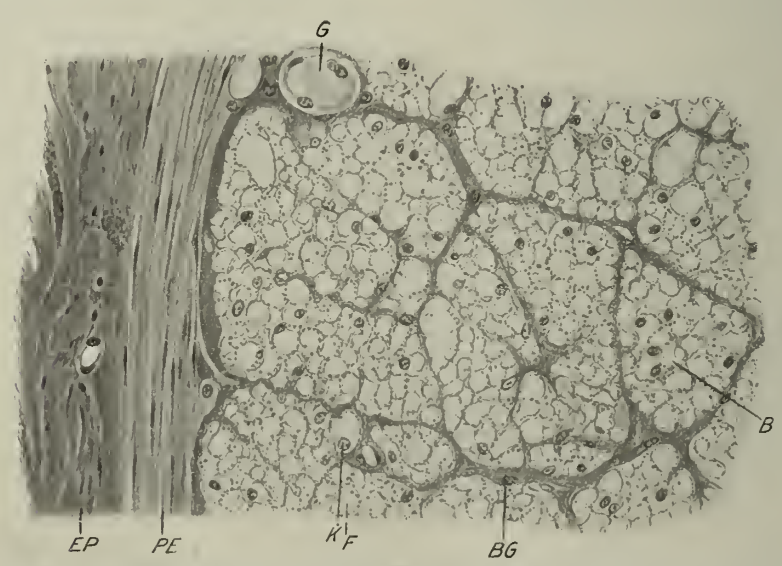


Fig. 277. Aus einem Querschnitt durch einen marklosen Nerven der Ochsenmilz. Flemmings Gem. Delafields H. Eos. *EP* Epineurium; *PE* Perineurium; *G* Blutgefäß; *BG* endoneurale Bündelgrenzen; *B* ein primäres Nervenbündel; *F* Nervenfaserquerschnitt; *K* Kern des Neurilemms. V. 380.

lose Fäserchen finden sich beim Erwachsenen in der Optikusfaserschicht der Retina, in der Hornhaut, wie überhaupt an den Nervenendigungen in Epithelien, Sinnesorganen und Muskeln; endlich beim Embryo in den Zentralorganen.



Fig. 278. Marklose, nackte Achsenzylinder aus der Optikusfaserschichte der Netzhaut. Gans. Stark verdünnte Chromsäure. Varikositäten an den Fäserchen durch die Fixierung entstanden. V. 740.

Fig. 279. Aus einem Querschnitt durch den N. ischiadicus des Neugeborenen. Müllers Fl. *L* Lockeres Bindegewebe; *EP* Epineurium; *PE* Perineurium; *PS* Perineurale Scheidewände an Stellen, wo sich Nervenbündel gabeln; *EN* Endoneurium; *A* Arterie; *V* Vene. V. 42.

Das Bindegewebe der Nerven.

Die Nervenfasern sind zu dünnen, nur wenige Fasern umfassenden oder zu dicken Bündeln von kreisrundem Querschnitt vereinigt (Fig. 279). Diese Bündel spalten sich an manchen Stellen und zeigen innerhalb des Nervenstammes spitzwinkelige Zusammenhänge mit benachbarten Bündeln durch einfachen Faseraustausch, eine Erscheinung, die in den Plexusbildungen noch viel auffälliger hervortritt.

Jedes solche Bündel wird an seiner Oberfläche von einer besonderen Hülle, dem Perineurium, umschlossen, welches aus konzentrisch geschichteten, fibrillär gebauten und auch elastische Fäserchen enthaltenden Bindegewebslamellen besteht, zwischen denen sich mit platten, endothelartigen Zellen ausgekleidete Spalten befinden.

Das Perineurium besitzt eine beträchtliche Festigkeit und muß erst zerrissen werden, wenn man die Nervenfasern isolieren will. Manchmal sieht man an einem runden Bündelquerschnitt ein Segment durch einen gerade verlaufenden Perineuralstrang allein (Fig. 279, *PS*) abgetrennt werden; es handelt sich da um eine Abzweigungsstelle des Bündels.

Diese Perineuralscheide setzt sich unter fortwährender Verdünnung auf die dünnsten Nervenbündelchen fort und scheidet diese als einfache Membran röhrenförmig ein; man hat sie in diesem Falle auch als Henlesche Scheide bezeichnet. Versilbert

man solche dünne Nervenbündel, so zeigt ihre Oberfläche eine zierliche Endothelzeichnung (Fig. 280).

Bei dickeren Nervenbündeln gehen von der Perineuralhülle gröbere Bindegewebssepten, welche die Gefäße führen, in das Innere und lösen sich hier in ein zartes Bindegewebe, das **Endoneurium** (Fig. 281), welches die einzelnen Fasern trennt, auf. Es bildet an der Oberfläche der letzteren eine bei Säugetieren meist aus längsverlaufenden Fibrillen gebildete, zarte Scheide, die sog. **Fibrillen- oder Endoneuralscheide** (A. **Key** und G. **Retzius**), die fälschlich auch als **Henle**sche Scheide bezeichnet worden ist.

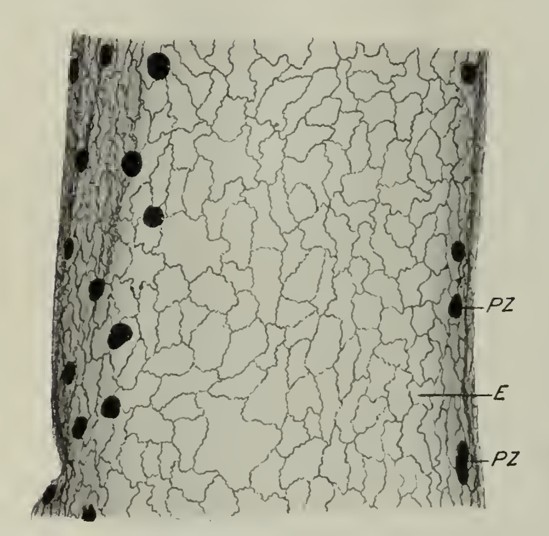


Fig. 280. Versilbertes Nervenstämmchen aus dem Plexus lumbalis vom Frosch. Endothel (*E*) der Perineuralscheide; *PZ* kontrahierte Pigmentzellen. V. 160.

Eine wechselnde Anzahl von solchen Nervenbündelchen wird dann durch eine Abart des lockeren Bindegewebes, das **Epineurium** (Fig. 279, *EP*), zum Nervenstamm verbunden.

Das Epineurium besteht vorwiegend aus längsverlaufenden, dicken Bündeln leicht isolierbarer, kollagener Fibrillen (Fig. 281), stärkeren elastischen Fasern und Fettzellen; es umschließt auch die größeren Gefäße und geht an der Oberfläche in das typische, lockere, lamelläre Bindegewebe über (Fig. 279, *L*). Dieses kann man am frischen Nerven leicht mit der Pinzette abheben, nicht aber das derbere, vorwiegend längsbündelige Epineurium.

Die zerebrospinalen Nerven erhalten ihre Bindegewebshüllen beim Austritt ihrer



Fig. 281. Aus einem Querschnitt durch einen Ast des N. medianus vom Menschen. Osmiumsäure — **Müllers** Fl. *EP* quergetroffene Bündel des Epineuriums; *EL* elastische Fasern; *PE* Lamellen des Perineuriums; *EN* Endoneurium; *K* Kern dieses; *m* Markhülle; *a* Achsenzylinder einer Nervenfaser; *G* Vene; *F* Fettzelle des Epineuriums. V. 380.

Wurzeln, indem die Hirnrückenmarkshäute auf den Nerv übertreten. Wenn auch die Pia zunächst das Endoneurium liefert, so entsprechen doch Arachnoidea und Dura nicht dem Peri- und Epineurium, sie mischen sich vielmehr, bevor sie die Hüllen der Nervenstämme liefern.

Gelegentlich kann auch das eigentümliche, ektodermale Bindemittel der Zentralorgane, die Neuroglia, auf kürzere Strecken noch in die abgehenden Wurzeln austreten, teils in Form begrenzter Stränge, teils als diffuses Netzwerk zwischen den einzelnen Fasern.

Die Nerven- oder Ganglienzellen, Neurozyten.

Die Nervenzellen sind durch außerordentliche Mannigfaltigkeit ihrer Formen, inneren Bauverhältnisse und Größe ausgezeichnet. Dies ist ein Ausdruck für die ebenso mannigfaltigen physiologischen Aufgaben dieser Zellen, in denen die spezifischen Erregungen stattfinden; sie vermitteln Reflexbewegungen, bewußte Empfindungen, Gemeingefühle (Kälte, Wärme, Schmerz usw.) und endlich höhere, psychische Vorgänge.

Die Größenverhältnisse schwanken zwischen der Größe eines Lymphozyten, 4—5 μ, bei den sog. Körnerzellen des Kleinhirns und der Retina, bis zu Zellen, die zu den größten des Körpers überhaupt gehören, 150 μ und darüber erreichen; so z. B. die motorischen Vorderhornzellen großer Tiere oder, bei elektrischen Fischen (Malopterurus), jene Zellen, welche als einzige das ganze elektrische Organ innervieren oder die kollosalen »Hinterzellen« im Rückenmark einzelner Fische (Petromyzon, Lophius).

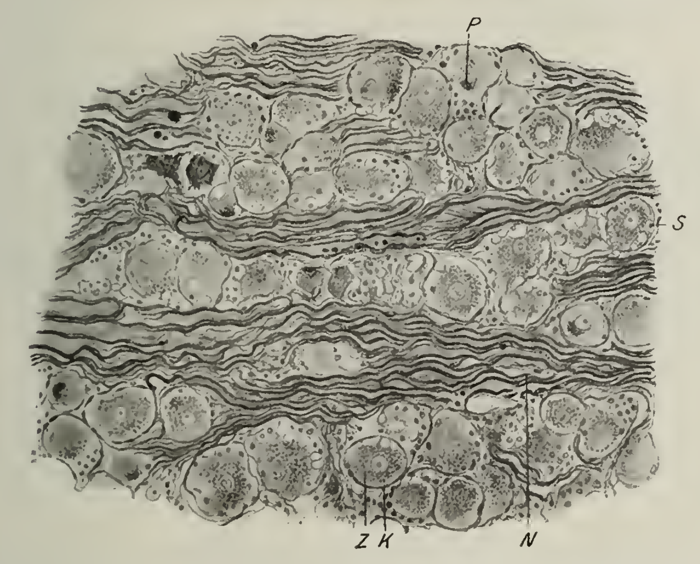


Fig. 282. Aus einem Längsschnitt durch ein Ganglion spinale vom Pavian. Osmiumbichromat. *Z* Ganglienzelle mit Kern *K*, Kernkörperchen und Membran; *S* Satellitenkern; *P* Pigmentklümpchen; *N* durchziehende markhaltige Nervenfasern. V. 110.

Die Zellen der Spinal- und analog gebauter Ganglien.

Die Spinalganglien sind Anhäufungen von Nervenzellen (Fig. 282), die den sensiblen Wurzeln angehören, ehe sich diese mit den motorischen vereinigen.

Die Spinalganglienzellen sind vorwiegend große, rundliche Zellkörper (Fig. 283) mit einem bläschenförmigen Kern, die in der Regel einen einzigen Fortsatz abgeben, der sich bei Säugetieren und beim Menschen nach kürzerem oder längerem Verlauf Y- oder T-förmig in zwei Äste teilt (Fig. 284) und eine Markscheide erhält; ein Ast

verläuft durch die hintere Wurzel ins Rückenmark, der andere zieht peripheriewärts, um in einem sensiblen Endapparat oder frei zu endigen (vgl. Fig. 316). Beide Äste können sich abermals teilen.

An ihrer Oberfläche sind sie von einer Membran umschlossen, die sich in die Schwannsche Scheide der Nervenfaser fortsetzt. Nach außen davon folgt eine faserige Hülle, die dem Endoneurium entspricht. An der Innenfläche liegen der Membran flache, verästelte oder mehr epithelartige Zellen (Hüll- oder Mantelzellen, Amphizyten [v. Lenhossek], Trophozyten [Holmgren]) (Fig. 282 u. 289) an.

Der bläschenförmige Kern besitzt ein großes, kugeliges Kernkörperchen, das sehr widerstandsfähig ist gegen Säuren, eine deutliche Kernmembran, ist dagegen arm an chromatischer Substanz. Im Verhältnis zum großen Protoplasmakörper ist diese Chromatinarmut des Kernes auffallend, d. h. die sog. Kernplasmarelation ist eine ungünstige. Der Protoplasmakörper zeigt im frischen Zustande (Fig. 283) eine körnige Beschaffenheit und meist in der Nähe des Kernes eine häufchenförmige Gruppe von gelblichen bis gelbbraunen Pigmentkörnchen (Fig. 282). Nur undeutlich kann man da und dort im Protoplasma auch eine streifige Struktur sehen.

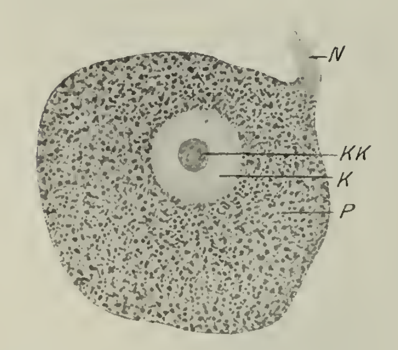


Fig. 283. Frisch durch Zerrupfen isolierte Spinalganglienzelle vom Meerschweinchen. Bei mittlerer Einstellung gezeichnet. *P* stark körniges Protoplasma; *K* Kern; *KK* Kernkörperchen; *N* abgehender Neurit. V. 500.

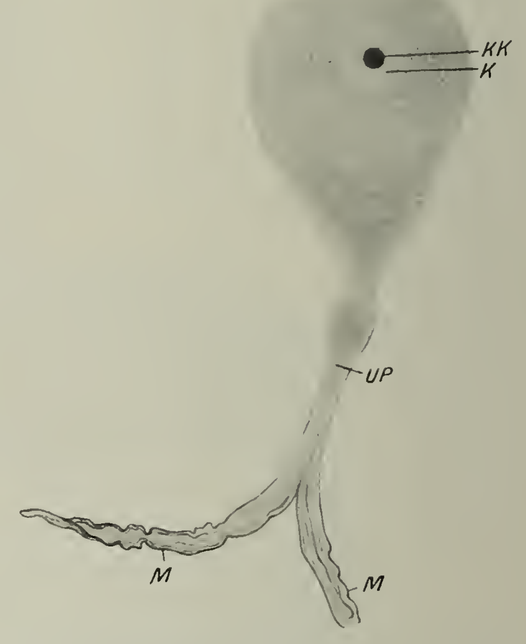


Fig. 284. Eine Zelle aus dem Ganglion Gasseri vom Frosch mit Teilung des Neuriten, der bei *M* schon markhaltig wird. *UP* Unipolarer Fortsatz. Aus einem dünnen Paraffinschnitt. 2% Osmiumsäure. V. 740.

Der abgehende Zellfortsatz (Neurit, Axon) entspringt meist mit einer kegelförmigen Verbreiterung und bildet sofort mannigfache Windungen oder Schlingen, so daß er an Schnitten selten in Zusammenhang mit dem Zellkörper getroffen wird. Beim Zerzupfen reißt er meist ab. Doch kann er durch geduldige Isolation von in Osmiumsäure fixierten und in Glyzerin mazerierten Ganglien in Zusammenhang mit der Zelle zur Anschauung gebracht werden.

Leichter geschieht dies durch die neueren Methoden der Methylenblaufärbung nach Ehrlich oder Silberimprägnation nach Ramon y Cajal.

An so behandelten Ganglien hat man (Dogiel, Ramon y Cajal u. a.) vom beschriebenen Typus abweichende Zellformen gefunden, von denen die wichtigsten be-

sprochen seien. So kann der austretende Nervenfortsatz sich zu einem mehr oder minder dichten Knäuel aufwinden (Fig 285, *1*), ehe er in die markhaltige Faser übergeht (glomerulärer Typus von Ramon y Cajal). Oder ein solcher, vielfach gewundener Neurit spaltet sich nach Dogiel in mehrere Äste; er bündelt sich auf, die Bündel fließen dann aber wieder zu einer Faser zusammen, die dann erst markhaltig wird.

Außer dem Nervenfortsatz kann die Zelle innerhalb der Kapsel schlingenförmige (*4*) oder in keulenförmige Enden (*3*) ausgehende Fortsätze, sog. Dendrite, zeigen.

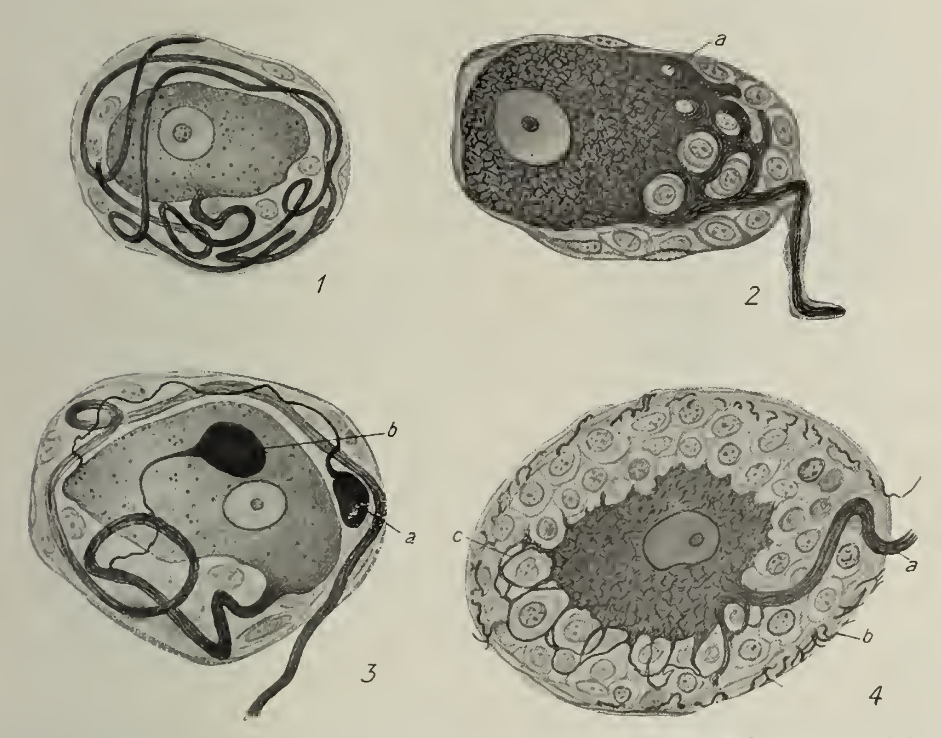


Fig. 285. Verschiedene Typen von Spinalganglienzellen nach Ramon y Cajals Methode und Darstellung. *1* Glomerulärer Typus aus dem Plexus gangliformis vagi vom erwachsenen Menschen. — *2* Gefensterter Typus; ebendaher vom Hund; *a* Loch im Zellkörper. — *3* Regenerativer Typus; Mensch; *a* fadenförmiger Fortsatz des Zellkörpers, *b* des Neurits mit kugelförmigen Endanschwellungen. — *4* Seniler Typus; *a* Neurit; *b* Faserkorb einer zuführenden Faser; *c* schlingenförmige Fortsetzungen des Zellkörpers.

Das Protoplasma kann an einer Stelle selbst in breite, schleifenförmige, anastomosierende Balken oder in feinere Fäden aufgelöst sein, so daß ein gefensterter Typus (*2*) entsteht.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch besonders im Plexus gangliformis des N. vagus bei Säugetieren kommen Zellen vor, welche einen oder mehrere feine Fortsätze innerhalb der Kapsel, entweder von ihrem Körper oder als Kollateralen vom Neurit aussenden, die dann mit einer großen, kugel- oder scheibenförmigen Anschwellung endigen (*3*, *b*).

Diese Fortsätze können auch die Kapsel durchbohren und zwischen den Ganglienzellen, selbst von kernhaltigen Kapseln umgeben, endigen (regenerativer Typus).

Bei alten Leuten finden sich nicht selten verkleinerte Zellen, die mit vielen kurzen Fortsätzen ringsum besetzte, daher wie ausgefranst erscheinende Ränder besitzen (seniler Typus, *4*).

Auf der Oberfläche vieler Spinalganglienzellen (Fig. 286) findet man mannigfaltige Endigungen von Nervenfasern benachbarter oder selbst weit entfernter Zellen; ja vielleicht stammen diese umspinnenden, oft mit blättchenartigen Enden versehenen Geflechte sogar von Fasern, welche durch die Rami communicantes von Sympathikuszellen herrühren.

Fig. 286. Eine Ganglienzelle aus dem Plexus gangliformis vagi des Menschen nach Ramon y Cajal. *a* Neurit mit Kollaterale; *b* oberflächliches Endnetz einer zuführenden Faser *d*; *c* vom Zelleib abgehender variköser Fortsatz.

Nach dem Typus der Spinalganglienzellen sind auch die Zellen des Ganglion semilunare V., des G. geniculi VII., des G. petrosum IX. und des G. plexuum sympathicorum X. gebaut.

Die Zellen der Ganglien des Hörnerven, sowohl die des N. cochleae als die des N. vestibuli, besitzen eine abweichende Form. Sie sind viel kleiner als die typischen Spinalganglienzellen, besitzen nur eine einfache Hülle und bipolare Form.

Bei niederen Wirbeltieren (Fischen) zeigen auch die Spinalganglienzellen diese Form (Fig. 287, rechts).

Dies ist insofern von besonderem Interesse, als auch beim Menschen und bei den Säugetieren die ursprüngliche Form der spinalen Ganglienzellen die bipolare ist.

Ursprünglich ist die Nervenzelle als symmetrische Anschwellung in den Verlauf einer Nervenfaser eingeschaltet (Fig. 288, *a*); dann rückt der Zellkörper allmählich an die Seite (*b*), setzt sich durch einen eingeschnürten Teil von der Nervenfaser ab, so daß er wie ein seitlicher Anhang erscheint (*c*); endlich zieht sich das Verbindungsstück lange aus, wodurch die T-förmige Teilung des Neuriten entsteht. Übergangsformen dieser Art finden sich schon in den Spinalganglien mancher Fische (Fig. 287).

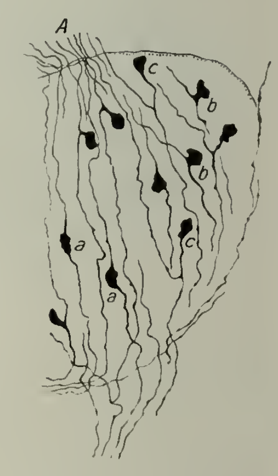


Fig. 288. Aus dem Spinalganglion eines 15 tägigen Hühnchen. Golgis Chromsilbermethode. Umwandlungsstadien der ursprünglich bipolaren Nervenzellen in unipolare. *a* bipolare, *b* Übergangsform; *c* unipolare Zelle mit Ranvierscher Teilung. *A* dorsale Wurzel. (Nach R. y Cajal aus Lenhossek.

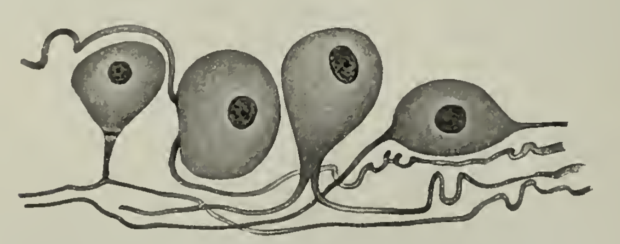


Fig. 287. Spinalganglienzellen eines Knochenfisches (Gadus), welche Übergangsformen zwischen bi- und unipolaren Zellen zeigen. (Nach E. Holmgren.)

Neuere Methoden haben eine ganze Reihe von wichtigen Struktureinzelheiten in den Protoplasmakörpern der Nervenzellen aufgedeckt.

Der Körper und Neurit der Spinalganglienzellen lassen schon an mit Osmiumsäure behandelten Präparaten eine fibrilläre Struktur erkennen (M. Schultze). Die

neueren Silbermethoden haben gezeigt, daß es die Neurofibrillen des Neurits sind, welche den Zellkörper durchziehen. Während aber nach der Methode von Bielschowsky imprägnierte Zellen diese Fibrillen als unverästelt und voneinander unabhängig zeigen, deckt die Methode von Ramon y Cajal feine Netze auf, welche die Fibrillen untereinander zu verbinden scheinen (Fig. 285, *2*).

Wahrscheinlich gehören diese Netze dem Protoplasma der Zelle an. Netzbildungen können aber auch durch mannigfache Überkreuzungen der Fibrillen im Zellkörper vorgetäuscht werden. Die Anordnung der Fibrillen scheint im wesentlichen die einer komplizierten, oft gestauchten oder in Wirbeln gebogenen Schlinge zu sein, in welcher sich die einzelnen Fibrillen noch aufspalten, um beim Verlassen der Zelle sich wieder zu vereinigen.

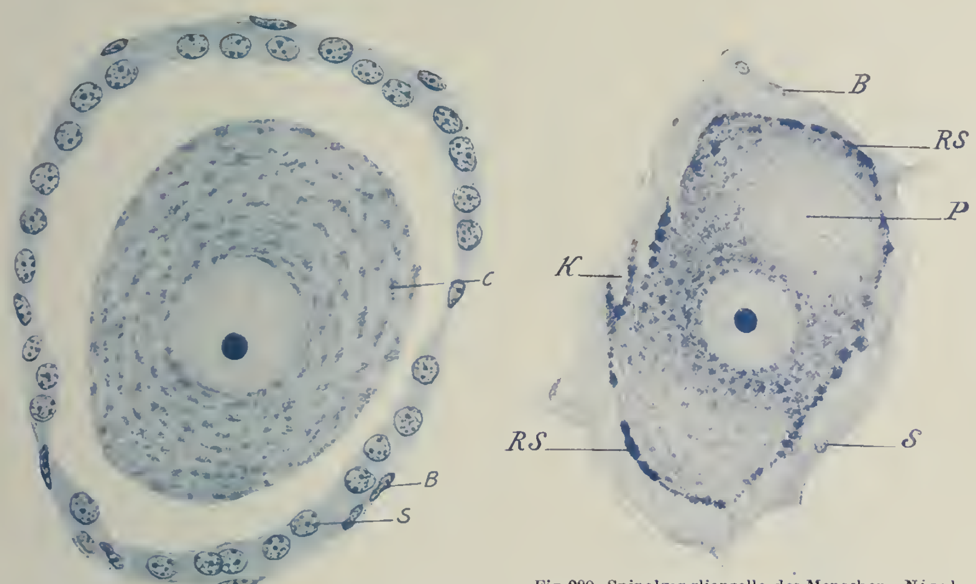


Fig. 289. Spinalganglienzelle vom Pferd (geschrumpft). Färbung nach Nissl. Konzentrische Anordnung des Zytochromatins *C*; *S* Zellen der Hülle (Mantelzellen); *B* Bindegewebskerne. V. 740.

Fig. 290. Spinalganglienzelle des Menschen. Nissl-Färbung. *B* Bindegewebe; *K* Kanälchen zur Aufnahme eines Trophozyten-Fortsatzes; *P* gelbliches Pigment; *RS* Randschollenkranz; *S* Kern eines Trophozyten. V. 740. (Präparat von Prof. O. Marburg.)

Zwischen den Fibrillen kommen außerdem noch eigentümliche Körner- oder Körnergruppen (Fig. 289) vor, die oft schollen- oder krümelförmig erscheinen, welche sich mit Kernfärbemitteln (Methylenblau, Thionin, Toluidinblau) färben; deshalb und weil auch ihre sonstigen mikrochemischen Reaktionen für eine nukleo-proteïdartige Natur (Held) sprechen, hat man sie als ein Zytochromatin aufgefaßt.

Nissl hat sie zuerst in zentralen Nervenzellen durch eine eigene Färbung dargestellt und näher untersucht, weshalb man sie auch als Nisslkörperchen oder -schollen bezeichnet. Da sie im gefärbten Zustande manchen Zellen ein scheckiges, getigertes Aussehen verleihen, hat man sie auch Tigroid (v. Lenhossek) benannt. Sie gehen niemals in den Neuritfortsatz hinein.

In den Spinalganglienzellen zeigen sie nach Größe, Anordnung und Färbbarkeit sehr verschiedene Verhältnisse, so daß man mehrere Typen unterscheiden kann (Marburg). 1. Große, helle Zellen mit einem körnchenfreien Randsaum, auf den ein einfacher Kranz grober Schollen (Randschollenkranz, Fig. 290) folgt. Nach innen

davon folgt eine diffuse oder leicht schollige feinere Körnung, welche in einem Abstande vom Kern dichter wird. 2. Zellen, welche von groben Schollen meist bis an den Rand erfüllt erscheinen (Fig. 283). 3. Zellen mit länglichen Körnerhaufen, welche im allgemeinen eine konzentrische Schichtung um den — nicht selten exzentrisch gelegenen — Kern erkennen lassen (Fig. 289). Endlich 4. kleine Elemente mit einer dichten, groben Körnung bis an die Oberfläche. In der Regel läßt die Körnung eine periphere und zirkumnukleäre Zone frei.

Sie besitzen eine wesentliche Bedeutung für die Stoffwechselvorgänge in den Zellen; sie verschwinden bei Degeneration infolge Durchschneidung der Nerven (Tigrolyse); sie nehmen bei erhöhter, bis zur Erschöpfung führender Arbeit (z. B. andauerndem Fliegen der Vögel) an Volumen ab, ja verschwinden ebenfalls. In der Ruhe nehmen sie an Größe zu, bei Regeneration der Nerven treten sie wieder deutlich hervor. Mit Rücksicht darauf, sowie auf die ungünstige Kernplasmarelation der Nervenzellen, ist es (nach M. Heidenhain) sehr wahrscheinlich, daß es sich um Hilfsapparate des Zellkernes handelt.

Fibrillen und Körner sind in eine Grundmasse eingebettet, welche einen feinwabigkörnigen Bau besitzt und dem Neuroplasma analog ist.

Wie anderen Zellen kommt den Ganglienzellen — wenigstens im Jugendzustand — auch eine Sphäre mit Zentriolen zu (v. Lenhossek, Bühler).

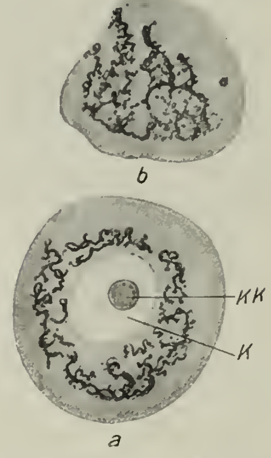


Fig. 291. Zwei Zellen aus dem Ganglion Gasseri der Maus mit dem inneren Netzapparat von Golgi. Urannitrat-Silbermethode von Ramon y Cajal. *a* Zelle mitten durchschnitten; *K* Kern; *KK* Kernkörperchen; *b* tangential angeschnittene Zelle. V. 740.

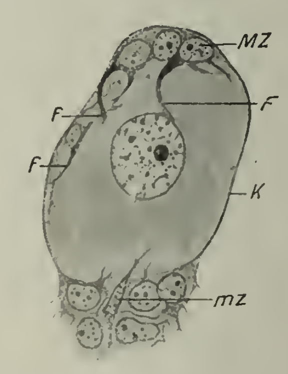


Fig. 292. Eine Zelle aus dem Ganglion vagi sup. der Katze. 1/% Platinchlorid. Helds Hämatoxylin. Die Zelle füllt ihre Kapsel *K* vollkommen aus. *MZ* Mantelzellen im Profil; *mz* in der Fläche getroffen; *f* Fortsätze dieser Zellen, die sich im peripheren Teil des Ganglienzelleibes verzweigen; *F* ein stärkerer Fortsatz, der bis an die Membran des Ganglienzellkernes reicht und sich an dieser abplattet. V. 740.

Außerdem wurde von Golgi ein netzartiges Balkenwerk, welches den Kern korbartig umgibt (Fig. 291) oder in seiner Nähe liegt, nachgewiesen (Apparato reticolare interno). Charakteristisch für diesen Netzapparat ist, daß er in sich geschlossen ist und niemals die Oberfläche der Zelle erreicht. Wie Kopsch gezeigt hat, kann man dieses Binnennetz auch durch langdauernde Einwirkung von wenig Osmiumsäure darstellen.

Vom inneren Netzapparat muß eine andere, von Holmgren auch an an Spinalganglienzellen (jedoch auch an vielen anderen Zellen und Muskelfasern) nachgewiesene Einrichtung unterschieden werden, die sog. Trophospongien. Dies sind von den Hüllzellen in den Körper der Ganglienzellen eindringende Fortsätze (Fig. 292), die

teils solide, teils kanälchenartig ausgehöhlte Fäden[1]) darstellen, die in den peripheren Teilen der Zelle, welche sie durchsetzen, Verzweigungen bilden.

Bei Petromyzon marinus färben sie sich an Alkoholmaterial mit Eosin rot und stellen meist kürzere oder längere, oft recht starre Fäden dar, die bis in die Gegend des Zellkernes in das Protoplasma eingegraben gefunden werden.

Fürst hat in den Kopf- und Spinalganglienzellen von Lachsembryonen ringförmige Bildungen um den Kern gruppiert gefunden; Sjövall beim Igel innerhalb von Kern und Protoplasma kristalloide Bildungen von Stäbchen- bis Scheibenform.

Die Zellen des N. sympathicus.

Eine zweite Art von peripheren Nervenzellen kommt in den Ganglien des Sympathikus, in geringer Zahl auch in den Spinalganglien vor. Es sind das Zellen, welche eine größere Anzahl von Fortsätzen besitzen (multipolare Zellen), von denen aber in der Regel nur ein einziger zum Neurit wird. Die anderen sind als Verästelungen des Protoplasmakörpers (Protoplasmafortsätze, Dendrite) aufzufassen.

Auch diese Zellen besitzen eine zellige Hülle, häufig zwei bläschenförmige Kerne mit deutlichem Kernkörperchen, Neurofibrillen und Tigroid, wie die Spinalganglienzellen.

Nach der Form kann man mehrere Typen unterscheiden. Einmal solche mit vielen kurzen, oft flachgedrückten Dendriten, die stachelförmige Auswüchse be-

1) An gut fixierten Präparaten sind Kanälchenbildungen niemals zu sehen.

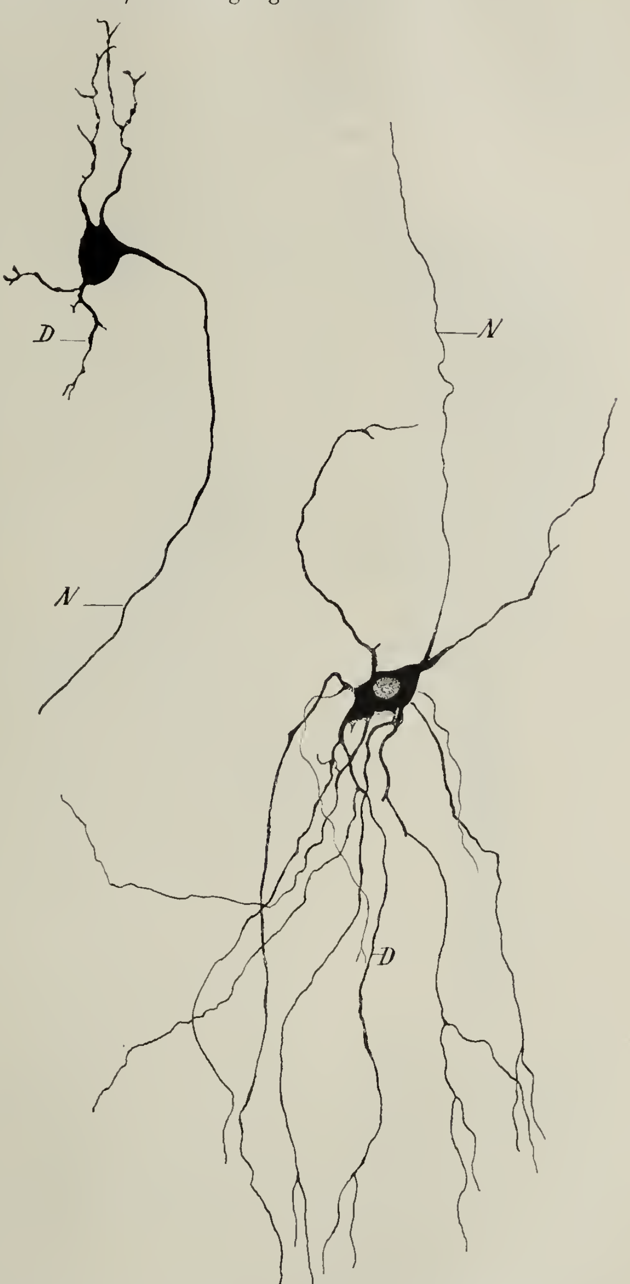


Fig. 293. Eine Sympathikuszelle aus dem obersten Zervikalganglion. 7 mon. Hund. Nach Golgi imprägniert. N Neurit; D Dendrite. (Nach G. Retzius.)

Fig. 294. Eine Sympathikuszelle vom sensiblen Typus aus dem Ganglion stellatum vom Hund. Methode und Bezeichnung wie in Fig. 293. (Nach Dogiel.)

sitzen. Ihr Neurit zeigt viele feine Kollateralen; sie versorgen die glatten Muskeln und sind motorischer Natur (Fig. 293). Oder die Dendrite sind lang und bilden reiche Verästelungen (Fig. 294); sie stehen mit denen anderer Zellen in Kontakt und vermögen so assoziierte Erregungen zu vermitteln. Eine dritte Form besitzt sehr lange neuritähnliche und in Nervenstämmchen eingeschlossene Dendrite. Der Neurit kann marklos bleiben oder aber nach langem Verlauf noch eine Markscheide erhalten (Dogiel). Seine Endigung, das sog. Telodendrium, zeigt stets plättchenartige Verbreiterungen, entweder in den Verlauf der Nervenästchen eingeschaltet oder an deren freien Enden. Auch zeigen diese Plättchen mit der Silbermethode eine Aufbündelung in Fibrillen. Man hat sie daher auch Retikularen genannt.



Fig. 295. Eine Sympathikuszelle mit vorwiegend einseitig entwickelten Fortsätzen und reichem umspinnendem Endnetz zuführender Fasern. *a* Neurit; *b* keulenförmiges Ende einer zuführenden Faser außerhalb der Zelle endigend; *c* Dendrit; *e* zuführende Fasern. (Nach R. y Cajal.)

Man hat früher alle sympathischen Ganglienzellen für motorischer Natur gehalten (Kölliker). Seitdem aber ganz analoge Formen auch in Spinalganglien gefunden wurden, muß man die Ansicht, daß es auch sensible Sympathikusganglienzellen gibt (His), für gerechtfertigt halten. Sie können zwar keine bewußte Empfindung hervorrufen, wohl aber zentripetal leitende Neurite besitzen, welche periphere Reize in Bewegung umsetzen.

Eine besondere Form von sympathischen Nervenzellen findet sich bei den Amphibien, fehlt aber auch bei den Säugetieren nicht ganz, wo man in den Herzganglien ähnliches gefunden hat.

Es handelt sich um scheinbar unipolare Zellen. Der aus der Zelle hervorgehende Neurit geht in eine marklose Faser über, die sich teilt. Dieser Neurit wird nun von einer zweiten Faser spiralförmig umwunden, die sich dann auf der Oberfläche der Zelle anscheinend in ein umspinnendes Netz auflöst, das leichte plättchenartige Anschwellungen zeigt. Man nimmt an, daß diese zuführende Faser eine motorische, zerebrospinale ist, welche durch Kontakt eine Erregung auf die sympathische Ganglienzelle überträgt. Diese Einrichtung findet sich aber auch an den mannigfach gestalteten multipolaren Zellen des Sympathikus (Dogiel) bei Säugetieren (Fig. 295).

Chromaffine (phäochrome)[1]) Zellen. Die sympathischen Ganglien enthalten auch kleinere, fortsatzlose Zellen, welche die gleiche embryonale Anlage wie die Ganglienzellen besitzen, sich aber nicht zu solchen entwickeln.

Wegen ihrer auffallenden Eigentümlichkeit, sich mit Chromsäure und deren Salzen stark gelb zu färben, wurden sie als chromaffine Zellen (Kohn) bezeichnet.

Sie finden sich zwischen den Ästen der Vasa spermatica, im Paroophoron und in der Paradidymis, mitten in sympathischen Ganglien und Nerven. E. Zuckerkandl fand aus ihnen zusammengesetzt ein paariges Organ am Ursprung der A. mesenterica inf. bei Kindern. Man hat solche Organe, zu denen auch das Glomus caroticum gehört (s. S. 325) als Paraganglien (Kohn) bezeichnet.

1) φαιός, bräunlich.

Die Nervenzellen der Zentralorgane.

Sie sind durch eine außerordentliche Formenmannigfaltigkeit ausgezeichnet, welche erst durch die Golgische Methode an den Tag gebracht wurde; weiter durch den Mangel einer Bindegewebshülle. Am längsten bekannt sind die großen, beim Menschen bis zu 100 μ erreichenden motorischen Ganglienzellen in den Vorderhörnern des Rückenmarkes, welche zuerst Deiters durch Isolation dargestellt und genau beschrieben hat.

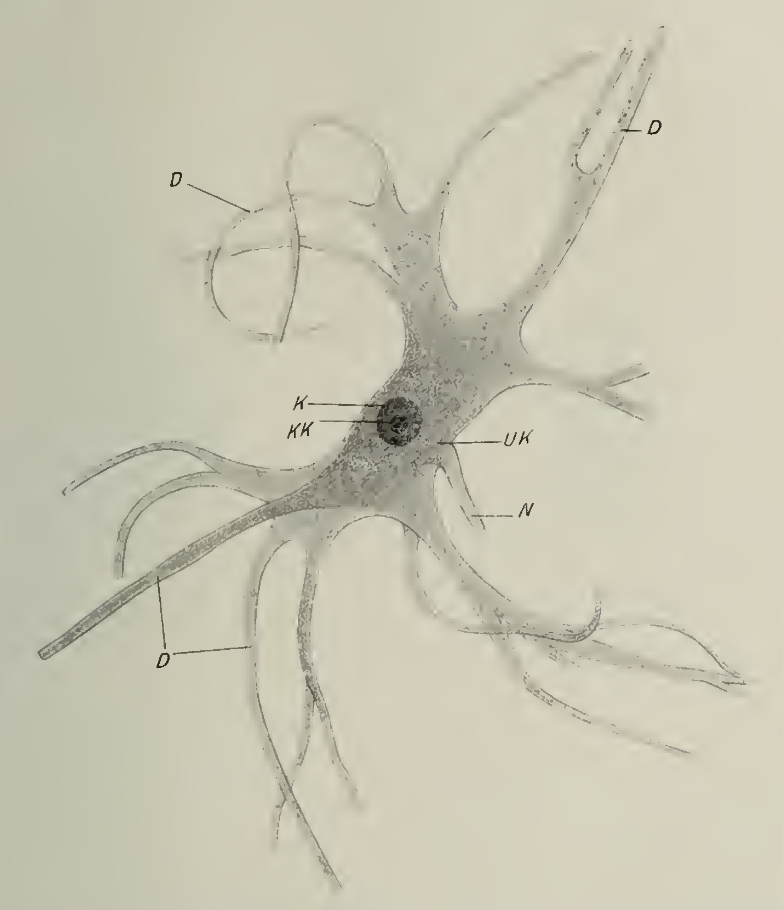


Fig. 296. Eine motorische Vorderhornzelle vom Rind; $^1/_{10}$ % Osmiumsäure; durch Schütteln isoliert. Die feinen Dendrite fehlen. *D* gröbere Dendrite; *K* Kern; *KK* Kernkörperchen; *N* Neurit; *UK* Ursprungskegel. V. 160.

Sie besitzen eine größere Anzahl von Dendritfortsätzen (5—8) (Fig. 296), welche sich reich verästeln und unter zunehmender Verdünnung in feinste Fäden übergehen. Mittels der Golgischen Silberimprägnation zeigen sie meist eine rauhe, mit kleinen Stacheln und Dornen besetzte Oberfläche (Fig. 297); weiter sind sie durch deutliches Tigroid ausgezeichnet.

Die Zellen geben einen einzigen Neuritfortsatz ab, welcher mit kegelförmiger Verbreiterung vom Zellkörper oder von einem stärkeren Dendrit entspringt und dann, nach vorübergehender Verdünnung, in gleichmäßiger Dicke und mit glatter Oberfläche weithin verfolgt werden kann. Der Neurit sowohl, wie der Ursprungskegel (Fig. 298)

sind stets frei von Trigroid, wodurch sich besonders letzterer scharf, wie eingelenkt, vom Zellkörper abhebt.

Dieser Neurit bleibt jedoch nicht unverästelt, sondern gibt in seinem Verlaufe Seitenzweige, sog. Kollateralen (Fig. 297) ab, welche mit Telodendrien endigen. Er selbst erhält beim Eintritt in die weiße Substanz eine Markscheide und verläßt durch eine vordere Wurzel das Rückenmark, um nun auch eine Schwannsche Scheide zu erhalten, in einem peripheren Nervenstamm weiter zu ziehen und an einem quergestreiften Muskel in später zu besprechender Weise zu endigen.

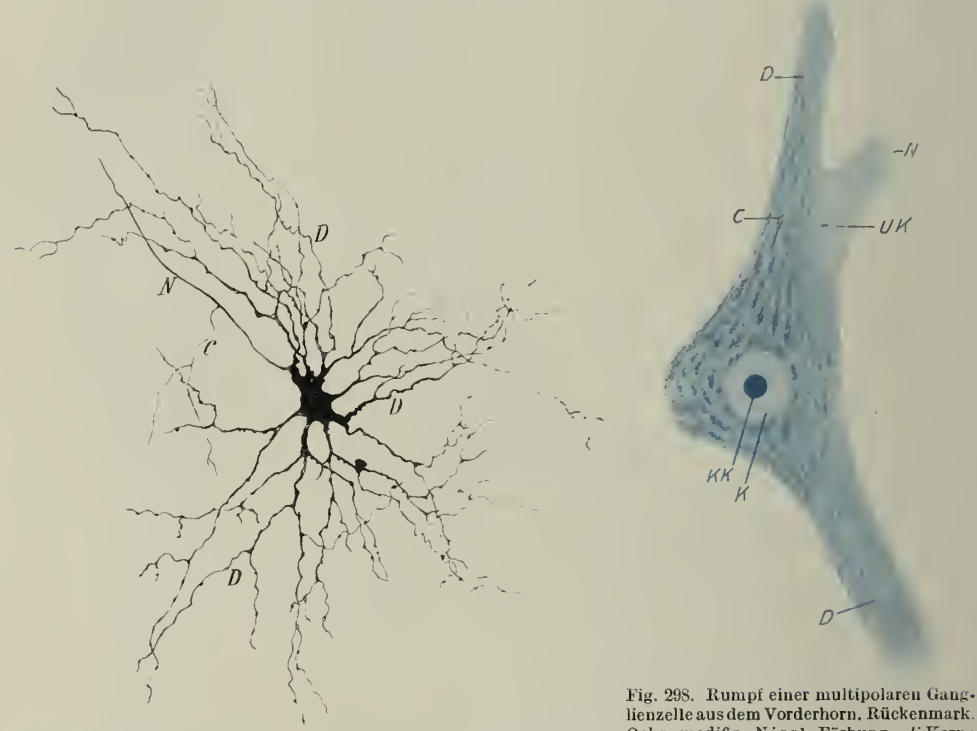


Fig. 297. Motorische Vorderhornzelle. Rückenmark eines 30 cm langen menschlichen Fetus. Nach Golgi imprägniert. *N* Neurit mit Kollateralast *C*; *D* Dendrite. (Nach v. Lenhossek.)

Fig. 298. Rumpf einer multipolaren Ganglienzelle aus dem Vorderhorn. Rückenmark. Ochs. modifiz. Nissl-Färbung. *K* Kern; *KK* Kernkörperchen; *C* Zytochromatin (Nissl-Körperchen); *D* Dentrit; *UK* Ursprungskegel; *N* Neurit. V. 500.

Die fibrilläre Struktur dieser Zellen ist schon an Osmiumpräparaten erkenntlich, tritt aber an mit Silber nach den Methoden von Ramon y Cajal, Bielschowsky u. a. imprägnierten Zellen scharf hervor (Fig. 299). Auch hier ist das Bild, je nach der Methode, ein verschiedenes, und die Ansichten der Autoren stimmen nicht überein. Während die einen den Fibrillen einen mehr individuellen Verlauf mit Spaltung und Aufbündelung zuschreiben (Bethe, Apathy, Held), treten andere (Ramon y Cajal) für das Vorhandensein eines Retikulum ein. Ein solches scheint bei Wirbellosen zweifellos nachgewiesen, ebenso während der Entwicklung.

Im allgemeinen laufen die Fibrillen in den Dendriten parallel, ziehen auch bogenförmig von einem Dendriten in den anderen, bilden im Zelleib eine oberflächliche Randzone und eine tiefere um den Kern, sammeln sich schließlich, um in den Axon einzutreten. Dieser zeigt bald nach seinem Austritt eine beträchtliche Verdünnung, die man als Hals bezeichnet, in der einzelne Fibrillen nicht mehr zu unterscheiden sind.

Man muß also eine Aufspaltung des Axons in eine große Anzahl von Fibrillen annehmen, deren Gesamtquerschnitt viel größer ist als der des Axons. Diese Fibrillen können sich aber in ihrem Verlaufe wieder vereinigen, verschmelzen, wie z. B. bei ihrem Eintritt in die Dendrite.

Das Tigroid besteht aus großen, eckigen Schollen, welche den Körper ziemlich gleichmäßig erfüllen und ihm im gefärbten Zustande das charakteristische getigerte Aussehen verleihen.

Der Kern dieser Zellen ist ziemlich groß (15—18 μ), kugelig oder ovoid, aber chromatinarm, schlecht färbbar (Fig. 298); er enthält jedoch ein großes, deutlich oxyphiles Kernkörperchen, welches meist noch eine kleine Vakuole einschließt, die wohl auch als Nukleolulus gedeutet worden ist. In der Nähe des Kernes oder am Abgang größerer Dendrite besitzen die Zellen stets auch ein größeres oder mehrere kleinere Häufchen gelb-bräunlichen Pigmentes, das sich in Osmiumsäure dunkel färbt.

Fig. 299. Eine multipolare Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarkes vom Kaninchen. Neurofibrillen nach Bielschowsky. V. 500.



Fig. 300. Ganglienzelle des II. Typus von Golgi mit rot dargestelltem Neurit. Aus der Körnerschicht des Kleinhirns einer Katze. (Nach Kölliker.)

Außer im Rückenmark finden sich ähnliche, große, motorische Zellformen mit langem Neuritfortsatz, die man als Zellen von Deitersschem Typus bezeichnet, noch in verschiedenen Teilen des Gehirns (Nucleus dentatus, Olive usw.).

Eine etwas abweichende Form findet sich in den Hinterhörnern des Rückenmarkes, besonders in der Clarkeschen Säule (s. S. 245). Es sind in der Längsrichtung des Rückenmarkes gestreckte, mehr spindelförmige Zellen mit wenigen Fortsätzen, von

denen zwei polar angeordnet sind. Der Neurit entspringt in der Regel von einem stärkeren Dendriten. Sie sind besonders pigmentreich, und ihr Cytochromatin ist mehr randständig; der Kern liegt meist exzentrisch.

Einen zweiten Typus (Golgi) stellen multipolare Zellen mit verästelten Dendritfortsätzen dar, deren Neurit sich nach kurzem Verlaufe noch innerhalb des Zentralnervensystems in eine reich verzweigte Endverästelung auflöst. Solche Zellen von Golgischem Typus II (Fig. 300) finden sich in der grauen Substanz der Hinterhörner, im verlängerten Mark, aber auch in der Groß- und Kleinhirnrinde und a. a. O.

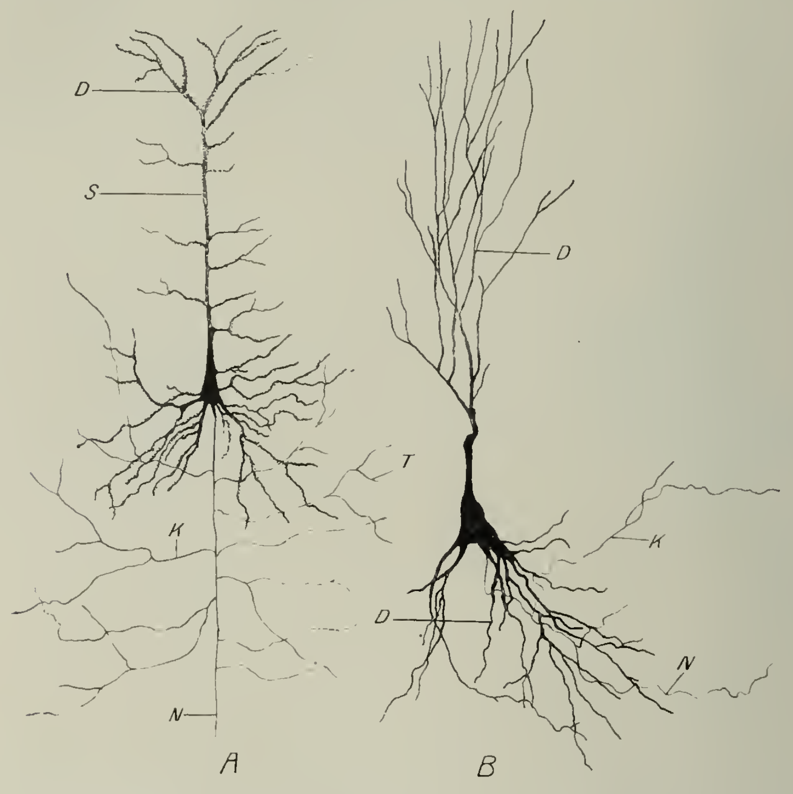


Fig. 301. *A* Eine Pyramidenzelle aus der grauen Rinde des Großhirns. Silberimprägnation. Nach Ramon y Cajal. *B* Eine ähnliche Zelle aus dem Ammonshorn vom Hund. Nach Kölliker. *D* Dendrit; *K* Kollaterale; *N* Neurit; *S* Spitzenfortsatz; *T* Telodendrium.

Besondere Zellformen enthalten die Rindenbezirke des Groß- und Kleinhirns.

Für den ersteren charakteristisch sind die sog. Pyramidenzellen (Fig. 301, *A*), welche in den verschiedensten Größen vorkommen. Sie besitzen einen nach außen gerichteten Spitzenfortsatz, der seitliche Äste abgibt und bis an die Gehirnoberfläche reichen, ja hier noch in horizontal verlaufende Ästchen übergehen kann. Ebenso entspringen von den Ecken der Basis verästelte Ausläufer, welche, wie die Spitzenfortsätze, durch ihre an Golgi-Präparaten mit kurzen Stacheln und Dornen besetzte Oberfläche als Dendrite charakterisiert sind. Der Neurit entspringt aus der Mitte der Basis oder aus einem stärkeren basalen Dendrit und zieht nach innen in die weiße Markmasse, gibt jedoch auf seinem Verlaufe wiederholt seitlich feine, parallel zur Oberfläche verlaufende oder auch rückläufige Kollateralen ab. Auch in diesen Zellen

ist ein innerer Netzapparat nachweisbar (Fig. 302, *A*), und betreffs ihrer fibrillären Struktur (*B*) gilt dasselbe, wie von den multipolaren Zellen des Rückenmarkes.

Im Ammonshorn nehmen diese Pyramidenzellen ausgesprochene Strauchformen (Fig. 301, *B*) an, indem von der Basis ein dichtes, breit ausladendes Wurzelwerk abgeht, während sich der Spitzenfortsatz sofort in mehrere stärkere Äste gabelt, die sich in ein hochstrebendes, dendritisches Geäst auflösen, das in einer Ebene endet.

Die Purkinjeschen Zellen (Fig. 303) an der Grenze der Körner- und Molekularschicht im Kleinhirn zeigen eiförmige Körper, die sich nach innen in eine Spitze ausziehen, von der ein Neurit in die Tiefe zieht, unter Abgabe horizontaler und rückläufiger Kollateralen.

Am entgegengesetzten Pole gehen meist zwei starke Äste in fast horizontaler Richtung ab, die in mehrere stärkere, aufsteigende umbiegen, so daß diese Hauptverästelung des Dendrits entfernt an ein Hirschgeweih, besser an eine sog. Verrier-Palmette erinnert. Diese Hauptäste lösen sich dann aber in ein ungemein dichtes, feineres, an Golgi-Präparaten wieder reichlich mit Stacheln und Dornen besetztes Astwerk auf, das bis an die Kleinhirnoberfläche reicht (Fig. 303, *B*).

Diese ganze Dendritverästelung breitet sich in Ebenen senkrecht zu den Windungen aus; an Schnitten, parallel zu den Windungen, zeigen die Purkinjeschen Zellen mehr den Wuchs schlanker Pappeln (vgl. Fig. 319).

Die Körner- oder Krallenzellen (Fig. 304) besitzen sehr kleine kugelige Körper (5—10 μ), die des Tigroids entbehren, dafür einen die Hauptmasse ausmachenden kugeligen, stark färbbaren Kern einschließen. Vom Körper entspringt eine geringe Anzahl meist in entgegengesetzte Richtungen ziehender kurzer Dendrite, die mit krallenförmigen Telodendrien endigen. Der Neurit steigt in die Molekularschichte empor und teilt sich hier dichotomisch in zwei Äste, die in Ebenen parallel zu den Windungen auf lange Strecken hin verlaufen.

In der Molekularschicht der Kleinhirnrinde finden sich multipolare Zellen, welche einen parallel zur Oberfläche verlaufenden Neurit abgeben, von dem in kurzen Abständen Kollateralen nach innen abgehen, die sich alle an der Grenze zwischen Molekular- und Körnerschicht in quastenartige Telodendrien auflösen; man hat sie deshalb als Quastenzellen (Fig. 305) bezeichnet.

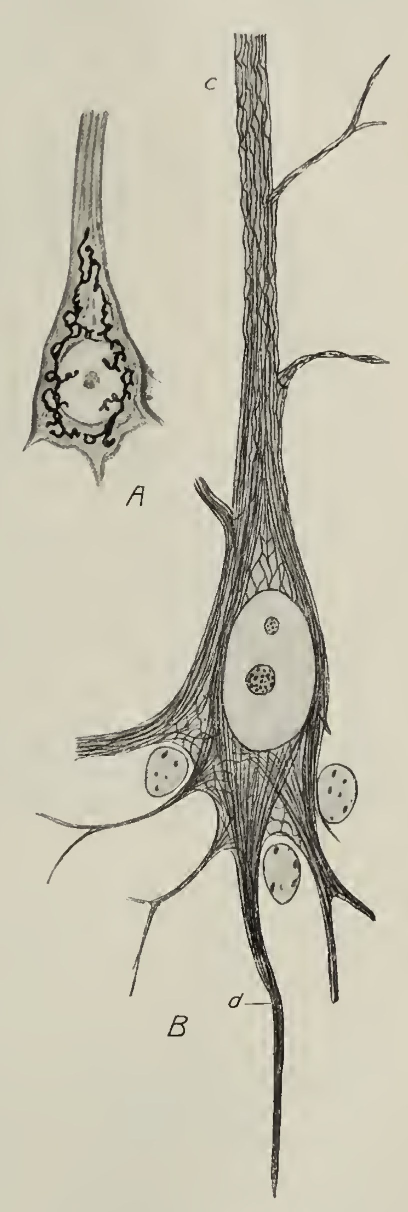


Fig. 302. Pyramidenzellen aus der Großhirnrinde des Kaninchens. R. y Cajals Silbermethode. *A* Innerer Netzapparat von Golgi. *B* Neurofibrillen in den Spitzenfortsatz *c* und den Neurit *d* übergehend. (Nach R. y Cajal.)

Sehr charakteristische Formen besitzen auch

die sog. Mitralzellen im Bulbus olfactorius (Fig. 306, *A*): sie gleichen hochstämmigen Bäumchen mit dichter Krone (Dendrit und Telodendrium), während von dem, einem Wurzelknollen ähnlichen Zellkörper der Neurit zentripetal zieht.

Einen ganz besonderen Typus stellen die peripheren oder epithelialen Ganglienzellen dar. Bei höheren Wirbeltieren fehlen im allgemeinen Ganglienzellen an der Oberfläche des Körpers, nur die Riechschleimhaut macht eine Ausnahme. Sie enthält

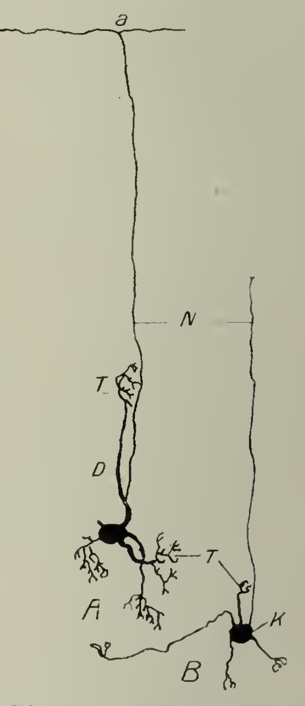


Fig. 304. Körner- oder Krallenzellen aus der Kleinhirnrinde. *A* Der Katze aus einem Schnitt parallel zu den Windungen (nach Kölliker); *B* vom Hingerichteten Schnitt senkrecht zu den Windungen (Figur kombiniert): *a* Teilung des Neurites; *D* Dendrit; *K* Korn oder Zellkörper mit Kern; *N* Neurit; *T* Endbäumchen.



Fig. 303. *A* Grobe Hauptdendrite einer Purkinjeschen Zelle aus einem Schnitt senkrecht zu den Windungen der Kleinhirnrinde des Menschen. *B* feinere Dendritverästelung einer solchen Zelle. Golgi-Imprägnation (ohne Retusche durchgezeichnet). *K* Kletterfasern; *O* oberflächliche Tangentialfasern; *Q* Neurit mit Telodendrium einer Quastenfaser.

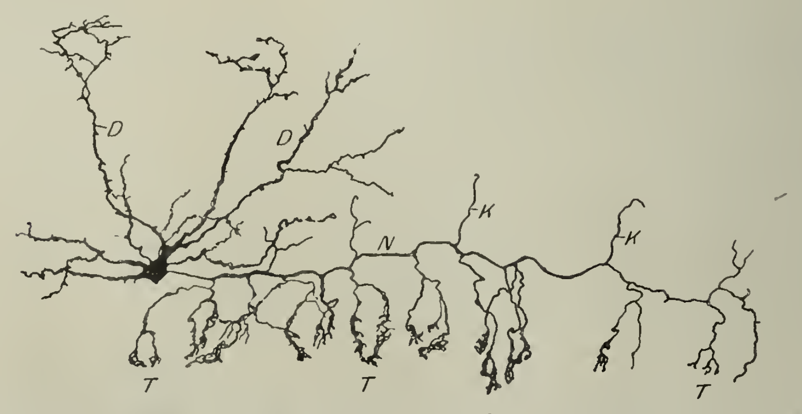


Fig. 305. Quasten- oder Korbzelle aus der Kleinhirnrinde. *D* Dendrite; *K* aufsteigende Kollateralen; *N* Neurit; *T* korb- oder quastenartige Telodendrien. (Nach R. y Cajal.)

zweierlei Zellformen: gewöhnliche Epithelzellen von zylindrischer Form und dazwischen Zellen mit einem kugeligen Körper, ähnlich dem der Körnerzellen, der gegen die Oberfläche in einen schmalen, feinfaserigen Fortsatz übergeht, welcher einen Besatz von feinen Härchen trägt; nach unten geht der Zellkörper in einen Neurit über, welcher in das Geflecht des N. olfactorius und durch diesen in den Bulbus olfactorius gelangt, um hier mit einem buschigen Endbäumchen zu endigen (Fig. 306, *B*). Demnach sind die Riechzellen als innerhalb des Epithels gelegene Ganglienzellen aufzufassen.

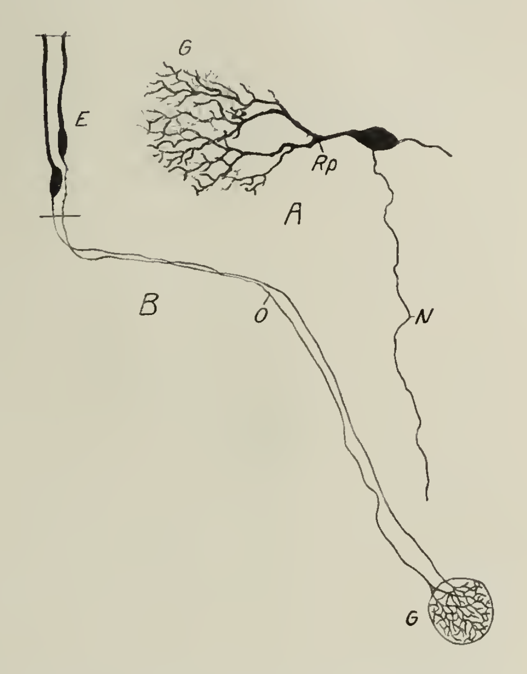


Fig. 306. *A* Eine kleine Mitralzelle aus dem Bulbus olfactorius einer Maus von 24 Tagen. Golgi-Imprägnation (nach Kölliker). — *B* zwei Riechzellen von einer 2 Tage alten Maus (nach Retzius). *E* Epithel; *G* Glomerulus; *N* Neurit; *O* Olfaktoriusfasern; *Rp* Riechpinsel.

Ähnliche Sinneszellen finden sich im Oberhautepithel bei Würmern, Schnecken und beim Blutegel. Bei Mollusken kommen auch Übergangsformen zwischen solchen peripheren Ganglienzellen und solchen, die allmählich gegen das Zentralnervensystem in die Tiefe rücken, vor. Sie geben einen Fingerzeig, wie man sich phylogenetisch die sensiblen Ganglienzellen entstanden denken kann.

Wenn man diese als in die Tiefe gerückte epitheliale Ganglienzellen auffaßt, so wird auch ihr eigentümliches, mit dem der übrigen Nervenzellen scheinbar in Widerspruch stehendes Verhalten begreiflicher, daß ihr Neurit zellulipetal leitet. Bei allen anderen Nervenzellen leitet der Neurit zellulifugal. Faßt man aber den peripherwärts ziehenden Fortsatz der Spinalganglienzelle als dem Dendrit entsprechend auf und den ins Rückenmark eintretenden als Neurit, dann wäre die Analogie mit den anderen Zellen hergestellt. Mit dieser Frage steht auch die im Zusammenhang, ob es Nervenzellen mit mehreren Neuritfortsätzen, also echte Polyaxonen, gibt. Die Regel ist, daß sie nur einen Nervenfortsatz abgeben. Aber schon die bipolaren Zellen besitzen zwei Neurite, und in der molekularen Schichte des Großhirns hat Ramon y Cajal Zellen mit mehreren Neuriten nachgewiesen. Auch unter den sympathischen Ganglienzellen scheint es solche zu geben (Dogiel).

Die Unterscheidung zwischen Dendrit und Neurit ist nicht immer leicht; am deutlichsten zeigt ihn noch die Golgi-Methode, bei welcher der Neurit als glatter, feiner Faden, die Dendrite rauh, mit Spitzen und Stacheln besetzt, erscheinen. Doch kommen auch hier Fälle vor, wo diese Unterschiede im Stiche lassen. Wenn man daher das Vorkommen von Zellen mit mehreren Neuriten leugnet, so geschieht dies mehr aus spekulativen Gründen.

Die Oberfläche der Ganglienzellen wird von der Neuroglia begrenzt, und zwar legen sich deren Fasern mit knopfförmigen Enden, die man als Endknöpfe bezeichnet hat, an. Diese Endknöpfe wurden allerdings auch für nervöser Natur gehalten (Held). Sie müssen aber unterschieden werden von den Telodendrien der Neurite anderer Nervenzellen, die zweifellos auch an der Oberfläche von Nervenzellen endigen. Dies ist z. B. deutlich der Fall an der Oberfläche der Purkinjeschen Zellen, welche korbartig von den Telodendrien der in der Molekularschicht liegenden Quastenzellen (Fig. 316) einerseits, andererseits von Endverzweigungen aus der Markmasse aufsteigender Fasern umschlossen werden.

Die Stützsubstanz des Zentralnervensystems oder die Neuroglia (R. Virchow).

Sie stammt aus dem oberen Keimblatte, wie die Nervenzellen selbst, und zwar entsteht sie zum Teil aus jenen Zellen, welche nach Schluß des Medullarrohres das Innere der Gehirn-Rückenmarksanlage epithelartig auskleiden und die man als Ependymzellen (Fig. 307) bezeichnet. Sie gleichen anfangs vollkommen zylindrischen Epithelzellen, die sogar Flimmerhaare an ihrer Oberfläche tragen. Bald unterscheiden sie sich aber von Epithelzellen dadurch, daß sie nach unten, d. h. außen zu nicht scharf begrenzt aufhören, sondern sich mit zunehmender Dicke der Gehirn-Rückenmarksanlage in immer länger werdende, bis an die Peripherie der Anlage reichende Fortsätze ausziehen. Diese beginnen sich zu verästeln, einzelne Zellen rücken aus dem epithelialen Verbande in die Tiefe, wo sie durch Bildung zahlreicher Fortsätze sich in die Gliazellen umwandeln (vgl. Fig. 349), während der Zentralkanal von den Ependymzellen ausgekleidet bleibt. Zum größeren Teil entwickeln sich die Gliazellen aber aus indifferenten Elementen der Hirn-Rückenmarksanlage, die sich frühzeitig durch ihr körniges Protoplasma als Glioblasten von den Neuroblasten unterscheiden, die ihrerseits hinwiederum durch eine oxyphile Granulation ihrer Kerne ausgezeichnet sind (Schiefferdecker 1915). Die Glioblasten nehmen zunächst größtenteils verästelte Formen an, wobei auch ihre Fortsätze die körnige Struktur erkennen lassen, und finden sich daher hauptsächlich bei Embryonen und Neugeborenen. Weiterhin differenziert ihr körniges Protoplasma an seiner Oberfläche homogene Fasern und Faserbüschel (Rubaschkin 1904), wobei es teilweise aufgebraucht wird. Anscheinend gehen die Fasern aus den Körnchen durch Aneinanderlagerung hervor. Dadurch wird das körnige Protoplasma immer mehr eingeengt und von einem homogenen Randsaum umgeben, von dem die Fasern ausgehen. Zuletzt ist das Protoplasma auf einen dünnsten Saum um den Kern reduziert.



Fig. 307. Ependymzellen des Zentralkanals. Rückenmark eines 23 cm langen menschlichen Embryos. Nach Golgi imprägniert. (Nach v. Lenhossek.)

Beim Erwachsenen kann man dann im wesentlichen drei verschiedene Typen von Gliazellen unterscheiden 1. fortsatzlose Zellen, die sich überwiegend in der grauen Substanz, aber auch in der weißen finden und die nach neueren Darstellungen unter Umständen amöboiden Charakter annehmen können. Es handelt sich dabei wohl vorwiegend um die oben besprochenen Reste der Glioblasten, die

Fig. 308. Langstrahler, nach Golgi imprägniert. Aus der Substantia gelatinosa centralis eines 9 monatigen Kindes. Γ Verbreiterungen an den Faserenden. V. $\frac{500}{2}$

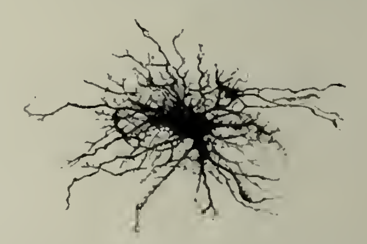


Fig. 309. Kurzstrahler; nach Golgi imprägniertes Rückenmark. 9monatiger Knabe. V. $\frac{500}{2}$

nach der Differenzierung von Fasern übrig bleiben. Doch dürften sich auch undifferenzierte, jugendliche Elemente unter ihnen befinden, denen bei Regenerationsvorgängen große Bedeutung zukommen würde.

2. Reich verästelte protoplasmatische Zellen, hauptsächlich in der Umgebung von Ganglienzellen und Gefäßen, die man auch als Satelliten- oder Trabantzellen (Ramon y Cajal, 1897) bezeichnet hat und endlich

3. Zellen mit reichlichen faserigen Fortsätzen, die man als Astrozyten bezeichnet hat und die hauptsächlich die oberflächliche Gliahülle bilden. Wie die Golgische Methode gezeigt hat, kann man unter ihnen verschiedene Formen unterscheiden; solche mit langen, faserförmigen Ausläufern als Langstrahler (Fig. 308) von denen mit kurzen oder den Kurzstrahlern (Fig. 309). Je nachdem bei ersteren die Fasern nach allen Richtungen abgehen oder nur nach zwei entgegengesetzten, hat man auch von Stern- oder Schwanzstrahlern (G. Retzius, 1894) gesprochen. Die reichlichen, faser-



Fig. 310. Eine Gliazelle (Bergmannsche Zelle) aus der molekularen Schicht der Kleinhirnrinde, nach Golgi imprägniert. 4 monatiges Kind. V. $\frac{500}{2}$.



Fig. 311. Durch Schütteln isolierte Gliazelle (Langstrahler) aus dem Rückenmark des Ochsen. $^1/_{10}$% Osmiumsäure-Pikrokarmin. *K* Kern; *F* durch den Zelleib durchziehende Fasern. V. 500.

förmigen Fortsätze dieser Zellen überkreuzen und durchflechten sich, anscheinend ohne zu anastomosieren und bilden so einen isolierenden und stützenden Filz für die Nervenelemente.

Außerdem finden sich an manchen Orten noch besondere Formen, wie z. B. die sog. Bergmannschen Zellen (Fig. 310) in der Molekularschichte des Kleinhirns, welche vorwiegend radiär und parallel durch die Rinde aufsteigende Fäserchen mit einem basal gelegenen Zellkörper, also im ganzen einen buschförmigen Verästelungstypus zeigen.

Während die Silberimprägnation alle diese Fasern als Zellausläufer erscheinen läßt, decken andere Untersuchungsmethoden ein anderes Verhalten der Fasern auf.

Sie (Fig 311) scheinen dann — beim Erwachsenen — eine ziemlich große Unabhängigkeit von den spärlichen Zellkörpern, die den Kern umgeben, zu besitzen; sie tauchen in diesen Zellkörper gleichsam nur ein und lassen sich auch färberisch von ihm differenzieren[1]). Man kann diese Gebilde durch Mazeration von Rückenmarksstückchen in $^1/_{10}$%iger Osmium- oder schwacher Chromsäure mit nachfolgendem Zerschütteln isolieren und hat sie als Spinnen- oder Pinselzellen (Deiters) bezeichnet. Sie entstehen aus den ursprünglichen Zellen wahrscheinlich dadurch, daß die Fasern

1) Nach Doppelfärbung mit Boraxkarmin-Indigkarmin (an gechromtem Material) erscheinen die Kerne rot, das spärliche Protoplasma rosa, die Fasern lebhaft grün.

sich sekundär durch eine Art von Kutikularisierungsvorgang immer mehr vom Protoplasma der Ausläufer sondern, zuletzt sogar ganz unabhängig vom Zellkörper werden können.

Chemisch bestehen die Fasern aus einem koagulierbaren Eiweißkörper, der sich in Wasser nicht löst, und zeigen eine gewisse Verwandtschaft mit dem Neurokeratin. Darauf beruht auch ihre färberische Differenzierbarkeit vom leimgebenden Bindegewebe.

Bei Färbung mit Pikrofuchsin färbt sich die Glia gelb, das kollagene Gewebe der Pia lebhaft rot. Rückenmarkschnitte aus Müllers Flüssigkeit, die nach der vereinfachten Markscheidenfärbung tagelang in sehr stark verdünntem Eosin gefärbt wurden, lassen das braun gefärbte Bindegewebe scharf von der leuchtend rot gefärbten Glia unterscheiden.

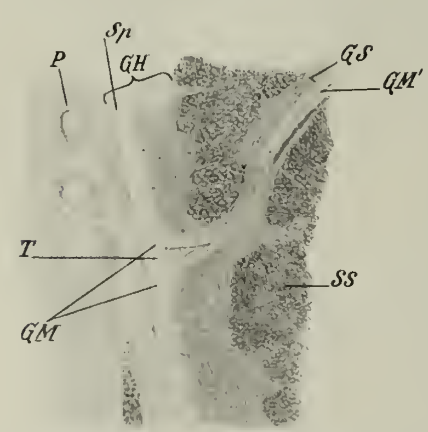


Fig. 312. Ein Teil der oberflächlichen Gliahülle (*GH*) mit der angrenzenden Pia (*P*) vom Seitenstrang (*SS*) des Sakralmarkes eines Hingerichteten. *GM* Grenzhäutchen der Glia, das sich bei *T* trichterförmig einsenkt zum Eintritt eines Gefäßes, das aber erst tiefer in dem Gliaseptom *GS* getroffen ist und an seiner Oberfläche ebenfalls die Grenzmembran, *GM'*, erkennen läßt. *Sp* supramedullärer Spaltraum. V. 162 (S.).

Zahlreich sind die Methoden, die zur spezifischen Färbung der Neuroglia angegeben worden sind, doch befriedigt keine vollkommen.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten der Gliafasern dort, wo sie auf Bindegewebe stoßen. Sowohl gegen die Pia, als an der Oberfläche der bindegewebigen Adventitia der Gefäße verbreitern sie sich oft plattenartig und verschmelzen zu einem häutchenartigen Grenzsaum (Margo limitans) (Fig. 312 *GM* und *GM'*), welcher die Spalträume ihres Netzwerkes überall gegen das kollagene Bindegewebe abschließt.

Der Neuroglia kommt außer der mechanischen Stützfunktion (C. Weigert, 1895) und jener der Isolation der Nervenelemente (Ramon y Cajal) auch große Bedeutung für den Stoffwechsel des Nervengewebes zu, indem sie einerseits die Ernährung dieses vermittelt (trophische Funktion, Golgi), andererseits Stoffwechselprodukte fortzuschaffen vermag. Letztere Funktion wird in pathologischen Fällen bedeutend gesteigert, und die Gliazellen können dann als sog. Abraumzellen (Alzheimer, 1897) eine Rolle spielen.

Allgemeiner Aufbau der Zentralorgane und Zusammenhang ihrer Elemente[1]).

Das Rückenmark (Fig. 313) besteht aus zwei symmetrischen Hälften, welche ventral durch die sagittale Fissura mediana ventralis (anterior), in die sich ein Blatt der Pia mater einsenkt, dorsal durch ein Gliaseptum, Septum longitudinale dorsale (posterius) getrennt, und in der Mitte durch einen frontal gestellten Querbalken aus grauer Substanz, welcher den Zentralkanal einschließt, verbunden sind. Das Gebiet zu beiden Seiten des Zentralkanals wird als Mittelstück bezeichnet.

Jede Hälfte enthält ein sagittal gestelltes, etwas nach außen gekrümmtes Blatt grauer Substanz, dessen ventraler, meist dickerer Teil als Vordersäule (nach dem Querschnittsbild als Vorderhorn), dessen dorsaler als Hintersäule (Hinterhorn)

---

1) Auf den Faserverlauf und die Strang- und Kernanatomie der Zentralorgane wird hier nicht eingegangen. Näheres hierüber siehe bei: Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane. 5. Aufl. F. Deuticke, 1912. Edinger, Einführung in die Lehre vom Bau und den Verrichtungen des Nervensystems. Jena 1909. O. Marburg, Mikroskopisch-topographischer Atlas des menschlichen Zentralnervensystems. 2. Aufl. F. Deuticke. 1910. E. Villiger, Gehirn und Rückenmark. 5.—7. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1920.

bezeichnet wird. Im Brust- und unteren Halsmark (vom 8. Cervical- bis zum 12. Dorsalsegment) ist noch eine deutliche Seitensäule (Seitenhorn) ausgebildet. Die Einziehung zwischen Seiten- und Hinterhorn heißt der Seitenstrangwinkel.

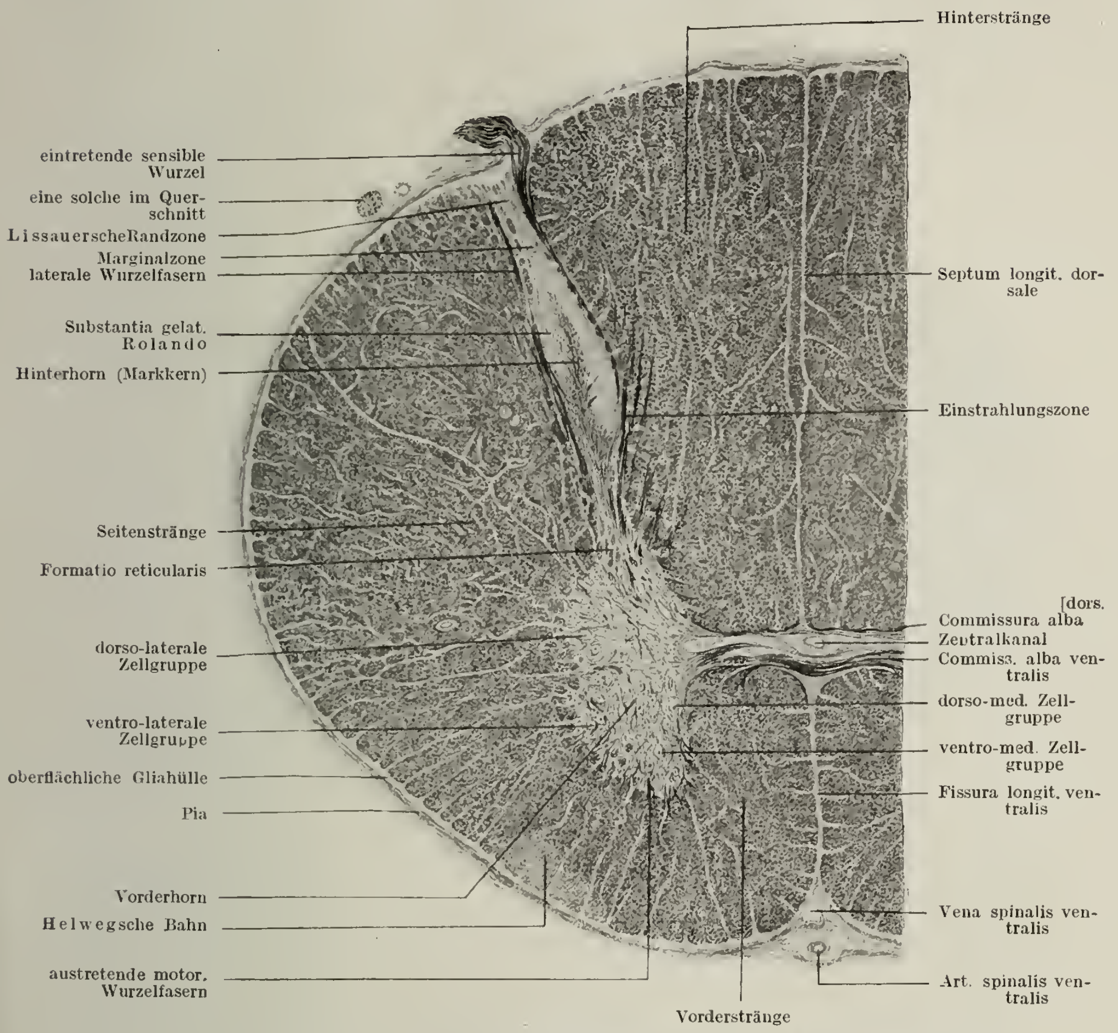


Fig. 313. Querschnitt durch das Rückenmark (oberstes Dorsalmark) vom Menschen. Markscheidenfärbung nach Kultschitzky. V. 22.

Diese graue Substanz wird allseitig vom weißen Markmantel umgeben, der vorwiegend aus längsverlaufenden, markhaltigen Nervenfasern besteht und frei ist von Nervenzellen[1]). Zum Teil enthält er auch schräg und quer verlaufende markhaltige Fasern. Er wird durch radiär von der grauen Substanz ausstrahlende Blätter nervöser und von der Oberfläche her einstrahlende Septen gliöser Natur, welche die größeren

1) Gelegentlich finden sich beim Menschen im Bereiche des Lumbosakralmarkes in der Nähe der austretenden motorischen Wurzelbündel versprengte Ganglienzellen ganz oberflächlich im Marke oder in der Gliahülle vor (Conti, Hoche). Man hat diese Mark-Ganglienzellen als atypisch gelagerte, funktionslose Elemente der Spinalganglien gedeutet (Kölliker).

Gefäße führen, in zahlreiche Längszüge, am Querschnitt Felder (Fig. 313), zerlegt und an der Oberfläche von einer zusammenhängenden Glialage, der oberflächlichen Gliahülle oder Subpia (Waldeyer) (Fig. 312, *GH*), überzogen.

Die quere Verbindung der grauen Säulen wird durch den Zentralkanal in eine ventrale oder vordere und in eine hintere graue Kommissur zerlegt.

Am Grunde der Fissura med. ventr. ist auch eine stärkere Verbindungsbrücke aus markhaltigen Fasern, die Commissura alba ventralis, vorhanden. Spärliche mark-

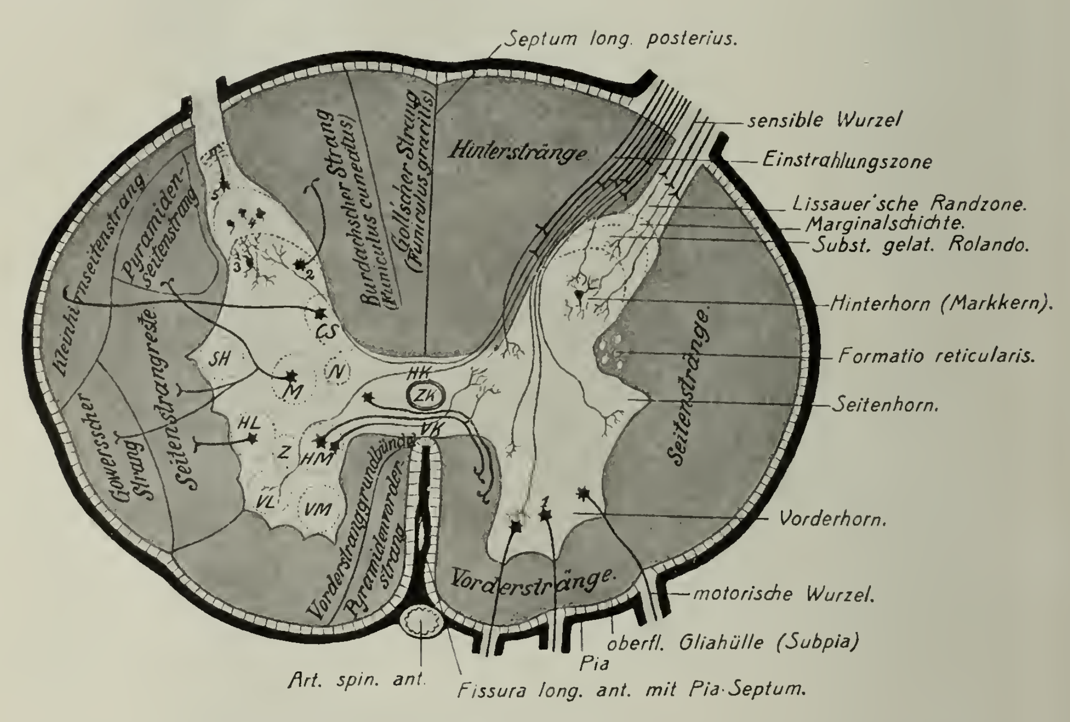


Fig. 314. Rückenmarkquerschnitt, schematisch, teilweise nach v. Lenhossek. Die Bahnen im (grau gehaltenen) Markmantel auf die Höhe des VII. Dorsalsegmentes bezogen. *CS* Clarkesche Säule; *HK* hintere Kommissur; *HL* hintere laterale, *HM* hintere mediale Zellgruppe der Vordersäule; *M* Mittelzellengruppe, eine plurifunikuläre Zelle enthaltend; *N* Nebenzellen; *SH* Seitenhornzellen; *VK* vordere Kommissur; *VL* vordere laterale, *VM* vordere mediale Zellgruppe; *Z* zentrale Zellgruppe; *Zk* Zentralkanal; *1* motorische Vorderhornzellen; *2* Hinterstrangzelle; *3* Golgische Zelle; *4* Gierkesche Zellen; *5* Marginalzelle.

haltige Fasern verlaufen auch quer in der dorsalen grauen Kommissur (Commissura alba dorsalis).

An das Seitenhorn schließt sich dorsal eine Partie an, die durch eine Vermischung von weißer und grauer Substanz einen netzartigen Eindruck macht und als Processus oder Formatio reticularis bezeichnet wird.

Von den Vorderhörnern entspringen in mehreren parallelen Zügen die vorderen oder motorischen Wurzeln, in die Hinterhörner strahlen die sensiblen Wurzeln ein.

Durch diese Wurzelaus- und -eintritte wird der weiße Markmantel in drei große Strangbezirke, die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge, zerlegt.

Diese zerfallen teils durch natürliche, gliöse, teils durch physiologische Grenzen in eine Reihe von Unterabteilungen oder Strängen, die aus der Fig. 314 ersichtlich

sind. Die Abgrenzung dieser Stränge ist größtenteils nur durch die entwicklungsgeschichtliche und Degenerationsmethode festzustellen. Nur die Hinterstränge werden in manchen Höhen durch ein juxtamedianes Gliaseptum in den medialen Funiculus gracilis (Goll) und den lateral davon gelegenen Funiculus cuneatus (Burdach) getrennt.

Der Zentralkanal wird von den Ependymzellen ausgekleidet und von einer reichlichen Gliaansammlung, der Substantia gelatinosa centralis, umgeben, die kaudalwärts immer mehr abnimmt. In ihr werden manchmal vereinzelte Ganglienzellen, stets markhaltige Fasern gefunden. Die Lichtung des Zentralkanals ist beim Erwachsenen nicht selten durch Wucherung der Ependymzellen streckenweise obliteriert, an anderen Stellen wieder geteilt.

Die graue Substanz besteht aus Nervenzellen mit ihren Dendriten und Neuriten, Telodendrien weiter entfernter Zellen, markhaltigen Fäserchen und Glia.

Die Nervenzellen sind in ihr teils verstreut, teils zu Gruppen vereinigt, die manchmal ziemlich scharf abgegrenzt hervortreten können.

Im allgemeinen unterscheidet man im Vorderhorn eine ventrale (Fig. 314) und dorsale mediale und eine laterale Zellgruppe, die auch in eine vordere (ventrale) und hintere (dorsale) zerfallen kann; zwischen der medialen und lateralen Zellgruppe kann noch eine zentrale vorkommen. Die ventrale mediale und die laterale Gruppe bestehen aus großen, motorischen Zellen; die dorsale mediale aus kleineren Zellen, welche zu beiden Seiten der Commissura alba ventralis die Kommissurengruppe bilden.

Kleinere Zellen finden sich auch im Seitenhorn, das allgemein als Sympathicuszentrum gilt, und verstreut im Processus reticularis. Als Zentren des Parasympathicus gelten die Gebiete des N. vagus und oculomotorius einerseits, das Sakralgebiet andererseits.

An der Innenfläche der Hinterhornbasis findet sich eine scharf begrenzte Gruppe von Zellen, die Clarkeschen Säule, welche im unteren Dorsalmark am stärksten entwickelt ist, so daß sie auch als Dorsalkern bezeichnet wird, während sie sich sowohl im unteren Lumbal- wie im oberen Halsmark verliert. Ventral von ihr liegt nach innen eine kleine Gruppe, die Nebenzellen, weiter außen die Mittelzellen Waldeyers.

Die Spitze des Hinterhorns wird von der oberflächlichen Gliaschichte bedeckt, unter welcher eine schmale Randzone (Lissauer) folgt, die vorwiegend aus Faserquerschnitten besteht. Auf sie folgt eine ebenfalls schmale, spongiöse Schichte (Zona spongiosa), die auch einzelne Zellen, Marginalzellen, einschließt, und dann die mächtige, vorwiegend aus Glia bestehende Substantia gelatinosa Rolando. Sie enthält auch kleine, rundliche Zellen (Gierke-Virchowsche Zellen). Die eigentliche Masse des Hinterhorns, der sog. Markkern, enthält viele und kleinere, spindelförmige, zentrale Zellen, sowie quer- und längsgetroffene Nervenfasern verschiedenen Kalibers.

Das Querschnittsbild des Rückenmarkes ändert sich in den verschiedenen Höhen; ebenso wechselt das Verhältnis von weißer und grauer Substanz und die Gruppierung der Zellen in der letzteren, da diese Zellgruppen segmental, entsprechend dem Ursprunge der einzelnen Wurzeln, angeordnet sind. Wo die reichlichen motorischen Nerven für die Extremitäten abgehen und sensible einstrahlen, entsteht eine beträchtliche Massenzunahme der grauen Substanz, die man als Lenden- und Halsanschwellung bezeichnet.

Im Lumbalmark (Fig. 315, *4*) sind in den Vorderhörnern die lateralen Zellgruppen besonders scharf ausgeprägt, während die medialen nur zerstreute Zellen enthalten. Zwischen beiden ist eine deutliche zentrale Gruppe vorhanden. Die Zellen der Clarkeschen Säule treten eben erst auf und bilden den Lumbalkern von Stilling. Die Hinterhörner sind sehr breit, die Einstrahlungszone ist mächtig entwickelt. Weiter hinauf treten die Seitenhörner immer deutlicher hervor.

Im unteren Dorsalmark (*3*) sind Vorder- und Hinterhörner sehr schlank, im Vorderhorn die seitlichen Zellgruppen schlecht entwickelt, dagegen, wie erwähnt, die Clarkesche Säule sehr deutlich. Diese nimmt noch im oberen Dorsalmark bedeutend

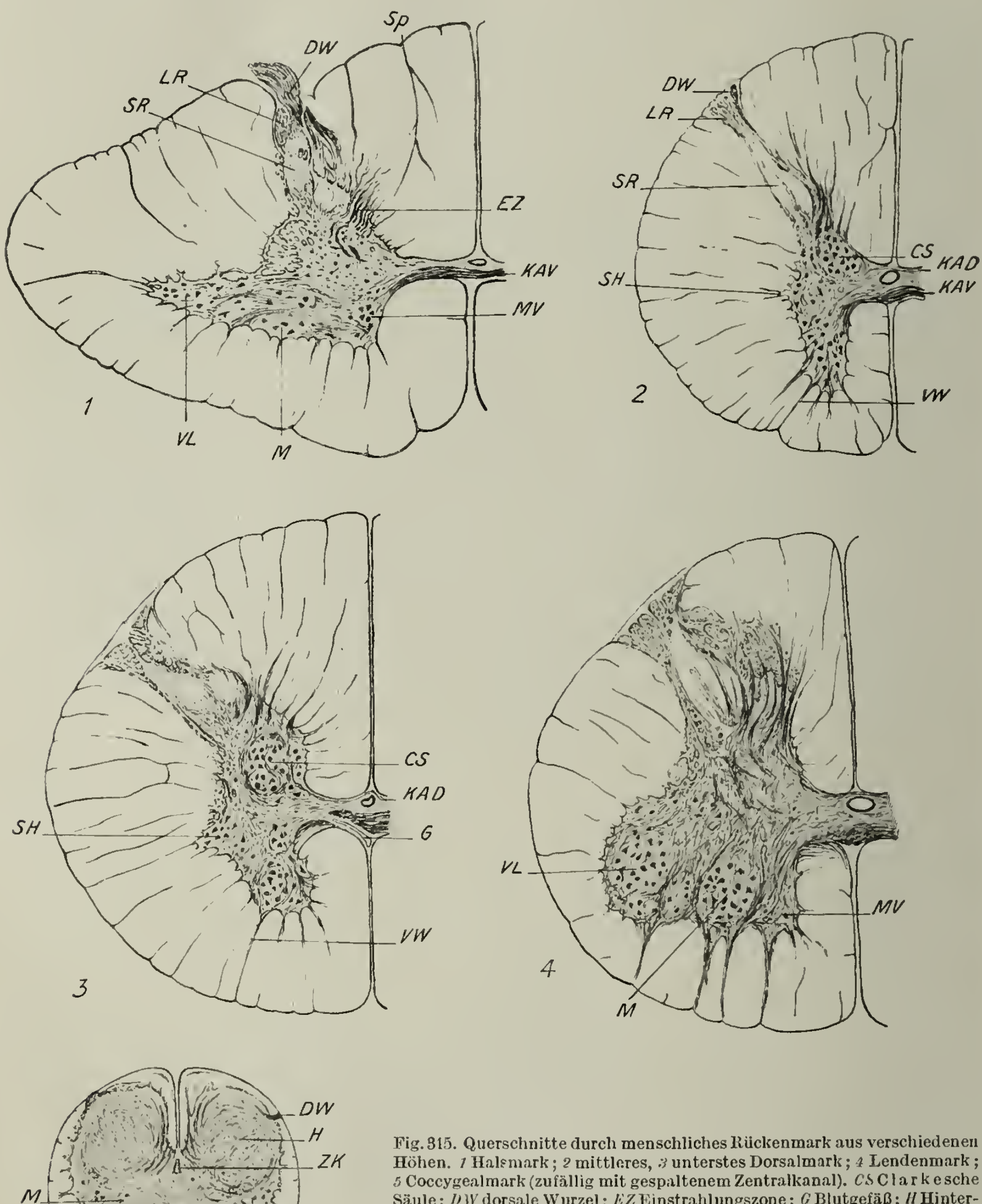


Fig. 315. Querschnitte durch menschliches Rückenmark aus verschiedenen Höhen. *1* Halsmark; *2* mittleres, *3* unterstes Dorsalmark; *4* Lendenmark; *5* Coccygealmark (zufällig mit gespaltenem Zentralkanal). *CS* Clarkesche Säule; *DW* dorsale Wurzel; *EZ* Einstrahlungszone; *G* Blutgefäß; *H* Hinterhorn; *KAD* Commissura alba dorsalis; *KAV* Commissura alba ventralis; *LR* Lissauers Randzone; *M* zentrale Zellgruppe; *MV* medio-ventrale Zellgruppe; *SH* Seitenhorn; *Sp* Septum juxtamedianum; *SR* Subst. gelatin. Rolando; *VL* ventro-laterale Zellgruppe; *VW* ventrale Wurzel; *VZ* ventrale Zellgruppe; *ZK* Zentralkanal. V. 10.

ab und rückt weiter nach außen in das zentrale Grau hinein. Das Seitenhorn und der Processus reticularis werden deutlicher. Das Septum juxtamedianum und damit eine deutliche Sonderung des Funiculus gracilis und cuneatus tritt auf.

Im Zervikalmark zeigt das Vorderhorn wieder eine beträchtliche Zunahme, Vermehrung und deutlichere Gruppierung der Zellen. Dagegen sind die Zellen der Clarkeschen Säule spärlich, bilden den Zervikalkern von Stilling. Die Form des Rückenmarkes ist eine ausgesprochen querovale, die Fissura med. ventr. kurz und weit, das Septum longitudinale dors. lang und zart.

Im höheren Zervikalmark sind besonders die Processus reticulares stark entwickelt, die Seitenhörner treten zurück, die Zellen im Vorderhorn werden spärlicher.

Verlauf der Fasern (Neurite) und Zusammenhänge der Zellen.

Die Zellen im Rückenmark können im wesentlichen in drei große Gruppen eingeteilt werden:

1. Motorische Zellen, deren Neurite bald markhaltig werden und nach kurzem Verlaufe als vordere oder ventrale Wurzelfasern das Rückenmark verlassen.
2. Strangzellen, deren Neurite ebenfalls bald markhaltig werden und in die Strangbahnen derselben oder, wie bei einem Teile der Kommissurenzellen, der gegenüberliegenden Seite eintreten. Hierher gehören auch die Marginalzellen.
3. Binnenzellen, Zellen vom Golgi-Typus II, welche ebenfalls auf derselben oder entgegengesetzten Seite enden.

Die hinteren oder dorsalen Wurzeln bestehen hauptsächlich aus Neuriten, die aus den Spinalganglienzellen stammen. Sie treten teils in die Randzone ein, teils ziehen sie in die Hinterstränge und teilen sich in einen auf- und absteigenden Ast. Diese geben in ihrem Verlauf Kollateralen ab, die zunächst auch noch markhaltig sind und an der medialen Fläche des Hinterhorns, dieses im Bogen umziehend und so die Einstrahlungszone (Fig. 314) bildend, verlaufen. Schließlich dringen sie in die graue Substanz ein und legen sich an verschiedene Zellen dieser mit Telodendrien an. Besonders wichtig sind solche Kollateralen, welche an Zellen der Clarkeschen Säule, und solche, die stellenweise sogar bis in die Vorderhörner derselben Seite oder durch eine Kommissur in die der anderen Seite ziehen und hier an den multipolaren, motorischen Zellen endigen (vgl. das Schema Fig. 316). Da die Neurite dieser, im gemischten Spinalnerven verlaufend, bis an die willkürlichen Muskeln herangelangen, so entsteht eine direkte Verbindung zwischen einem sensiblen Endapparate — der rezeptorischen Stelle — und dem quergestreiften Muskel — dem effektorischen Apparate —, eine Verbindung, welche man als direkten, ungekürzten Reflexbogen bezeichnet (im Schema rot).

Die feineren Verhältnisse dieser Verbindung sind noch nicht vollkommen aufgeklärt. Die herrschende Meinung (Ramon y Cajal, Retzius) ist die, daß es sich nur um einen Kontakt, um eine innige Berührung von Telodendrien und Dendriten der Zellen handelt. Eine andere Vorstellung (Golgi, Bethe) nimmt eine Verschmelzung zu feinen Netzen an.

Endlich gehen von den hinteren Wurzelfasern auch Kollateralen durch die dorsale Kommissur in die andere Hälfte des Rückenmarkes, um hier in der grauen Substanz der Hinterhörner zu endigen (Fig. 314).

Außer diesen aus- und eintretenden Fasern kommen noch solche vor, welche aus Zellen des Rückenmarkes, den sog Strangzellen, entspringen und auf längere Strecken im Rückenmark selbst verlaufen. So senden in den Vorderhörnern die Kommissurenzellen Äste durch die Commissura alba ventralis in die Vorderstranggrundbündel, welche sich hier in auf- und absteigende Äste teilen und auch Kollateralen abgeben, deren Telodendrien in der Mittelzone endigen.

Andere Strangzellen senden ihre geteilten Neurite auf- und absteigend in die Vorder-, Seiten- (Fig. 316, intraspinale Strangzelle) oder Hinterstränge; die Neurite

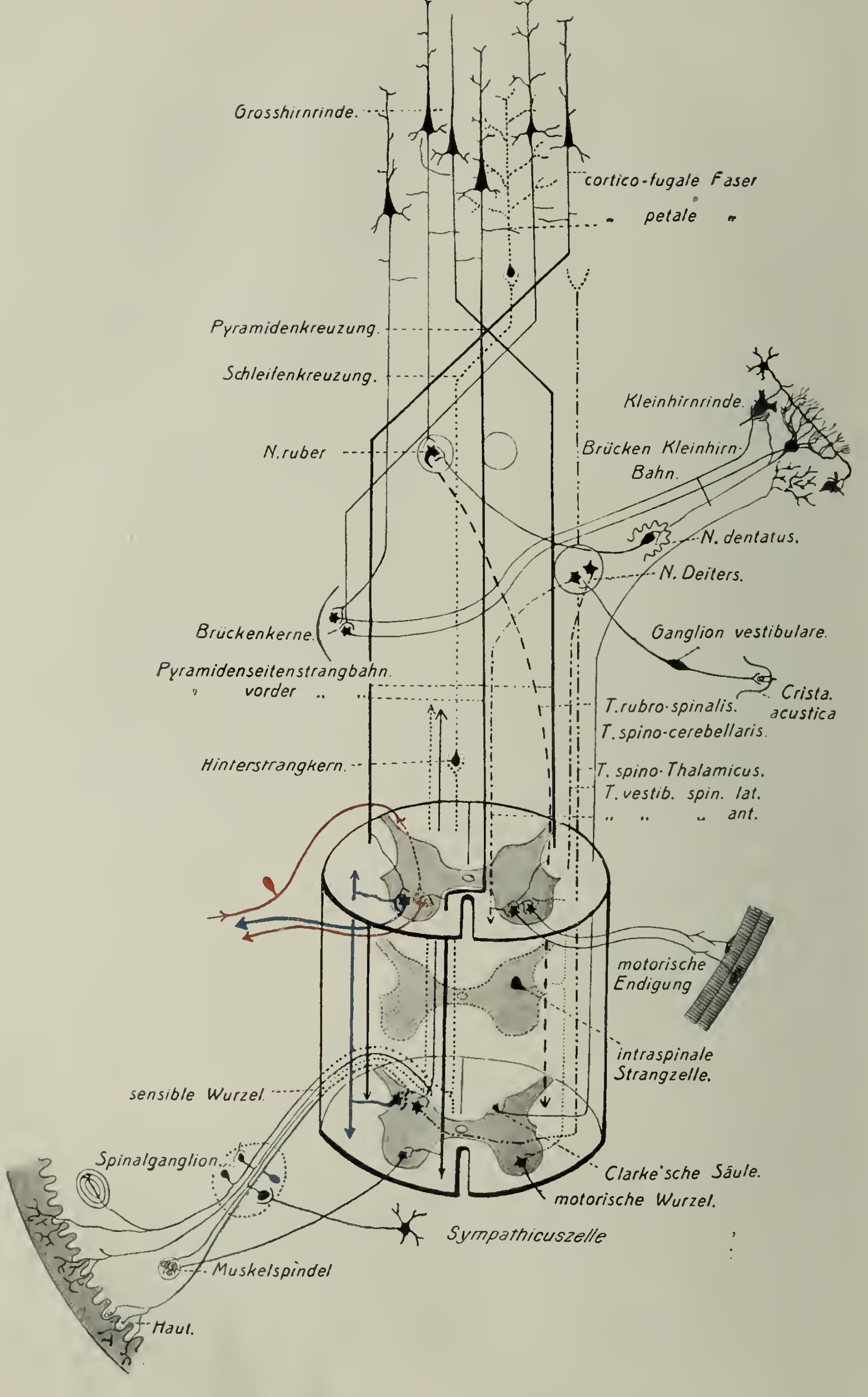


Fig. 316. Schematische Darstellung der direkten (rot) und indirekten Reflexbahn (blau) im Rückenmark, sowie einiger wichtiger Verbindungen dieses mit Groß- und Kleinhirn.

geben wieder in verschiedenen Höhen Kollateralen ab, die in die graue Substanz zurückkehren und mit Telodendrien in verschiedenen Höhen endigen. Von besonderem Interesse ist eine Art dieser Strangzellen, welche in den Hinterhörnern selbst mit Telodendrien sensibler Ganglienzellen in Berührung stehen, während die Telodendrien ihrer in den Seitensträngen auf- und absteigenden Neurite in die Vorderhörner eindringen und hier an motorischen Zellen endigen. Auf diese Weise wird ein indirekter Reflexbogen (in Fig. 316 blau) hergestellt.

Als plurifunikuläre Zellen sind Strangzellen der Mittelzone beschrieben worden, welche ihre geteilten Neurite in mehrere verschiedene Strangbahnen zugleich eintreten lassen (Fig. 314, *M*).

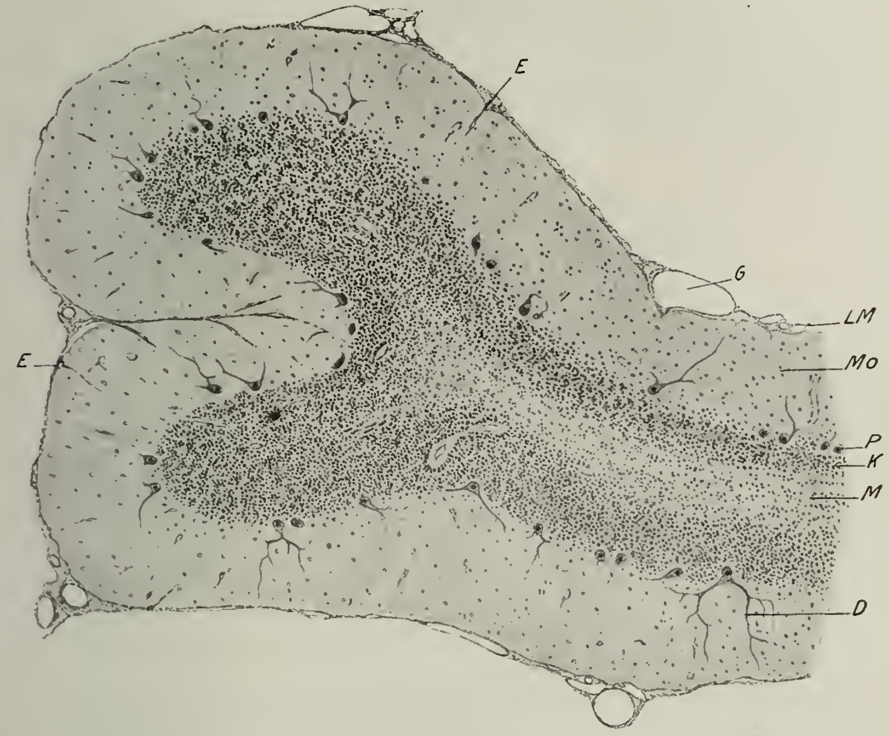


Fig. 317. Aus einem Querschnitt senkrecht zu den Windungen des Kleinhirns vom 50 jähr. Mann. Zenkers Fl. Hämalaun-Eosin. Die Verästelungen der Purkinjeschen Zellen nach einem analogen, mit Helds Hämatoxylin gefärbten Präparat. *D* Dendrite der Purkinjeschen Zellen *P*; *E* in die Rinde einstrahlende Blutgefäße; *G* größeres Gefäß der Pia mater; *K* Körnerschicht; *LM* Pia mater; *M* weißes Marklager; *Mo* Molekularschicht. V. 30.

Die Zellen der Clarkeschen Säule sind ebenfalls Strangzellen, welche ihre Neurite in die Kleinhirnseitenstrangbahn entsenden; in dieser ziehen sie aufwärts zum Kleinhirn, um hier als Moosfasern in der Körnerschichte der Rinde zu endigen (Fig. 316).

Ein Teil der Strangzellen gibt Neurite ab, die im Gehirne endigen.

Das Verbreitungsgebiet der Golgischen Zellen (Typus II) sind die Hinterhörner; während jedoch die einen die Substanz von Rolando als den Ort ihres Vorkommens anführen, wird von anderer Seite (v. Lenhossek) ihr Vorkommen hier entschieden in Abrede gestellt. Sie sollen nur ventral davon in den medialen Abschnitten vorkommen und Übergänge zu Hinterstrangzellen zeigen.

Endlich stammen viele Nervenfasern, welche in der grauen Substanz des Rückenmarkes endigen, nicht aus Neurozyten des Rückenmarkes, sondern von solchen des Gehirns.

Die graue Substanz des Rückenmarkes setzt sich fort in das Gehirn und bekleidet als zentrales Höhlengrau die Ventrikel. Weiter findet sich graue Substanz in den grauen Kernen oder Stammganglien (Nucleus caudatus, lentiformis, Olive usw.) und an der Oberfläche des Klein- und Großhirns. Letztere Rindenpartien allein sollen hier näher besprochen werden. Einige wichtige Beziehungen zwischen dem Nucleus ruber und Deiters sind im Schema Fig. 316 dargestellt.

Die Kleinhirnrinde.

Sie zeigt eine reichliche Faltenbildung, welche am Querschnitt eine baumartige Verästelung der weißen Markmasse und der diese überziehenden grauen Rindensubstanz, den sog. Arbor vitae, bedingt.

Schon an frischen oder gewöhnlich gefärbten Schnitten (Fig. 317) läßt die Rinde eine sehr ausgesprochene Schichtung erkennen; auf das rein weiße Marklager folgt nach außen die rostbraun gefärbte Körnerschichte und auf diese die graue Molekularschichte.

Die Zellen der Körnerschichte, welche meist kleine, rundliche Gruppen (Fig. 320) bilden, färben sich mit allen Kernfärbemitteln auffallend stark, ähnlich wie Lymphozyten, im Gegensatz zu den meisten Ganglienzellen. Da sie ein spärliches Protoplasma besitzen, ist hier die Kernplasmarelation sehr günstig und zeigt das Protoplasma keine Nissl-Schollen.

Die Körnerschichte ist am Kamme der Windungen am breitesten und weniger scharf gegen das Mark abgesetzt als in der Tiefe der Furchen.

Fig. 318. Eine Kleinhirnwindung vom 30jähr. Manne am Querschnitt. Müllers Fl. Markscheidenfärbung mit Essigsäure-Hämatoxylin. *G* Gefäße in der Pia; *G'* in der molekularen Rinde *M*; *K* Körnerschichte; *Ma* Marklager; *P* Pia; *PZ* Purkinjesche Ganglienzellen. V. 30.

An der Grenze zwischen der Körner- und Molekularschichte liegen in einfacher Reihe die großen Purkinjeschen Ganglienzellen (großzellige Schicht), welche ihre reichen Dendrite in der Molekularschichte entfalten, und zwar in Ebenen senkrecht zu den Windungen (s. S. 237 u. Schema Fig. 319). Die Neurite gehen in die weiße Markmasse (Fig. 318); hier werden sie markhaltig und endigen weiterhin im Nucleus dentatus mit Telodendrien an multipolaren Zellen, deren Neurite im Nucleus ruber mit Zellen in Kontakt treten, die ihre Neurite durch den Tractus rubro-spinalis in die Seitenstränge des Rückenmarkes senden und durch Kollateralen und Telodendrien mit den motorischen Ganglienzellen in Berührung stehen (vgl. Schema Fig. 316).

Der Neurit der Purkinjeschen Zellen gibt auch Kollateralen ab, welche teils rückläufig mit Endfüßchen auf den Zelleibern benachbarter Purkinjescher Zellen endigen (Fig. 319, 1).

Eine ganze Anzahl von Purkinjeschen Zellen wird durch die quasten- oder korbähnlichen Telodendrien der in der Molekularschichte gelegenen Quastenzellen synergetisch verbunden.

An den Körpern der Purkinjeschen Zellen endigen außerdem aus dem Marklager und durch die Körnerschichte aufsteigende Fäserchen mit schalenartig die Zellkörper

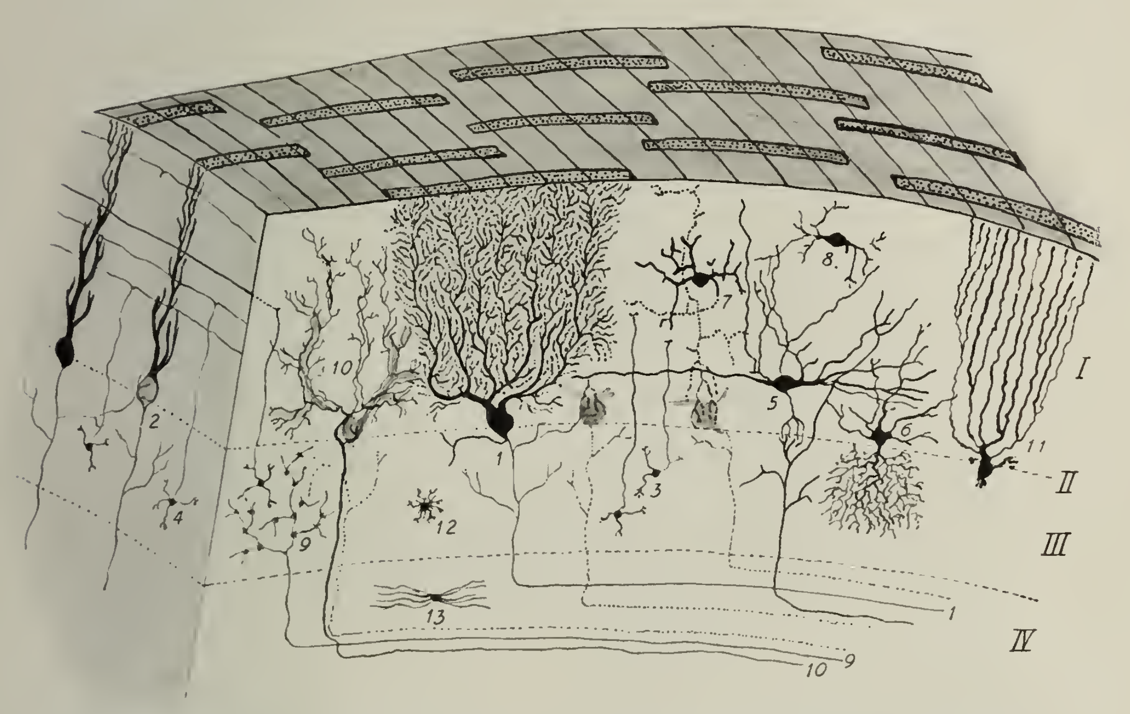


Fig. 319. Schema der Kleinhirnrinde nach Befunden an Golgi-Präparaten, teils nach R. y Cajal, teils nach Schnitten durch die Rinde eines hingerichteten Menschen. An der Oberfläche die Ausbreitungsbezirke der Purkinjeschen Zellen punktiert, senkrecht gekreuzt von den Parallelfasern der Körnerzellen. *I* graue Molekularschicht; *II* große Ganglienzellen; *III* rostbraune Körnerschicht; *IV* weißes Marklager. *1, 2* Purkinjesche Zellen; *3, 4* Körnerzellen (senkrecht und parallel zu den Windungen); *5* Quasten- oder Korbzelle; *6—8* Golgi-Zellen *II*; *9* Moosfaser; *10* Kletterfaser; *11* Bergmannsche Gliazelle; *12* Kurz-, *13* Langstrahler.

von unten her umfassenden Telodendrien (Fig. 320). Sie gehören Neuriten von Zellen an, welche im Brückenkern gelegen sind und ihre Neurite durch die Brücken-Kleinhirnbahn gegen die Kleinhirnrinde senden. Zum Teil bilden aber die Telodendrien dieser Zellen ein reiches Endgeäst, welches das dendritische Endgeäst der Purkinjeschen Zellen, gleichsam an ihm emporkletternd, umspinnt und begleitet. Man hat diese Fasern daher als Kletterfasern bezeichnet (Fig. 316).

In der Körnerschicht endigen aber auch die Telodendrien der Zellen des Dorsalkernes (der Clarkeschen Säule). Sie stellen eigentümliche Verästelungen dar, an deren Gabelungsstellen und in deren Verlauf kleine starre Büschel ansitzen, die ihnen ein moosartiges Aussehen verleihen, weshalb sie nach Ramon y Cajal als Moosfasern bezeichnet werden.

Die Körnerschicht enthält außerdem Zellen vom Golgi-Typus II, die auch als große Körnerzellen bezeichnet werden.

Die Aufsplitterung der Moosfasern und die Dendrite der Körnerzellen durchflechten sich zu einem dichten Maschenwerk (Fig. 320), in dessen Lücken feinste, oxyphile Körnchen liegen, die als Eosinkörper oder Glomeruli cerebellares bezeichnet werden.

Die molekulare Schicht besteht vorwiegend aus den Dendriten der Purkinjeschen Zellen und den sie umspinnenden Telodendrien der Kletterfasern, den marklosen Parallelfasern der Körnerzellen, den Quasten- oder Korbzellen, und den eigentümlichen Gliazellen. Auch kleinere Nervenzellen, deren Dendrite sich senkrecht zu den



Fig. 320. Aus einem Durchschnitt durch eine Kleinhirnwindung vom Menschen. Grenze zwischen Molekularschichte *M* und Körnerschichte *K*. Ramon y Cajals Silbermethode mit nachträglicher Vergoldung. Zwei Purkinjesche Ganglienzellen mit ihren Faserkörben. *A* absteigende Faser einer Quastenzelle, die sich in den Faserkorb auflöst; *D* Dendrit; *F* Faserkorb an der Oberfläche; *H* Horizontalfasern; *KG* Körnergruppe; *PK* Kern einer Purkinjeschen Zelle, deren Faserkorb im Profil zu sehen ist. V. 430.

Windungen ausbreiten, während die Neurite parallel zur Längsrichtung der Windungen verlaufen, sowie Zellen vom Golgi-Typus II finden sich hier (Fig. 319). Außerdem dringen markhaltige feinste Fäserchen bis in die Mitte dieser Schichte ein.

Endlich wird sie von aus der Pia kommenden Gefäßästchen radiär durchzogen. Die Gesamtheit dieser Anordnungen bewirkt eine radiäre Streifung dieser Schichte an gewöhnlich gefärbten Schnitten, weshalb man sie auch als radiäre Schichte bezeichnet hat.

Die Großhirnrinde.

Im Gegensatz zur Kleinhirnrinde, deren feinerer Bau überall fast ziemlich gleich und deren Schichtung scharf ausgeprägt ist, wechseln diese Verhältnisse bei der Großhirnrinde je nach der Örtlichkeit beträchtlich.

An gewöhnlichen, besonders mit Karmin gefärbten Schnitten senkrecht zur Oberfläche erkennt man eine undeutliche, parallel zur Oberfläche laufende Horizontalschich-

tung, welche durch verschiedene Form, Größe und Dichtigkeit in der Anordnung der Zellen bedingt ist. Auch die Breite der einzelnen Schichten schwankt in verschiedenen Rindengebieten. Wie K. Brodmann (1909) gezeigt hat, lassen sich diese Schichten fast in der ganzen Großhirnrinde des Menschen auf Differenzierungen desselben ontogenetischen Grundtypus zurückführen. Eine Ausnahme machen nur gewisse rudimentäre Rindengebiete, die als heterogenetische den ersteren als homogenetische gegenüber gestellt wurden.

Der Schichtentypus wird im 6. bis 8. Fetalmonat deutlich. Die zumeist noch undifferenzierten Neuroblasten gruppieren sich in abwechselnder Reihenfolge zu drei helleren, zellärmeren und drei dunkleren, zellreichen Streifen oder Schichten, den tektonischen Grundschichten. Demnach wäre der tektonische Grundtypus ein sechsschichtiger (Brodmann); nach Vogt (1919) folgt auf die sechste, zellreiche Schichte noch eine siebente zellärmere.

Diese 6—7 Grundschichten entwikkeln sich nun in den verschiedenen Regionen der menschlichen Großhirnrinde sehr verschieden. Durch Zurückbildung oder Auflösung einzelner Schichten kann eine Verminderung dieser, durch einseitiges Wachstum und Spaltung eine Vermehrung der Schichten eintreten.

Diese verschiedene Architektonik projiziert sich auch auf die Oberfläche der Großhirnrinde, welche man daher in eine große Anzahl von Feldern (areae) von verschiedenem histologischem Bau, folglich auch verschiedener physiologischer Bedeutung eingeteilt hat (Brodmann, 1908). Diese topische Architektonik oder Rindenfelderung ist besonders von großer Wichtigkeit für die experimentelle Physiologie (Rindenreizungsversuche).

Die Form der einzelnen Zellen kann wieder nur mit Hilfe der Golgischen Silberimprägnation ermittelt werden.

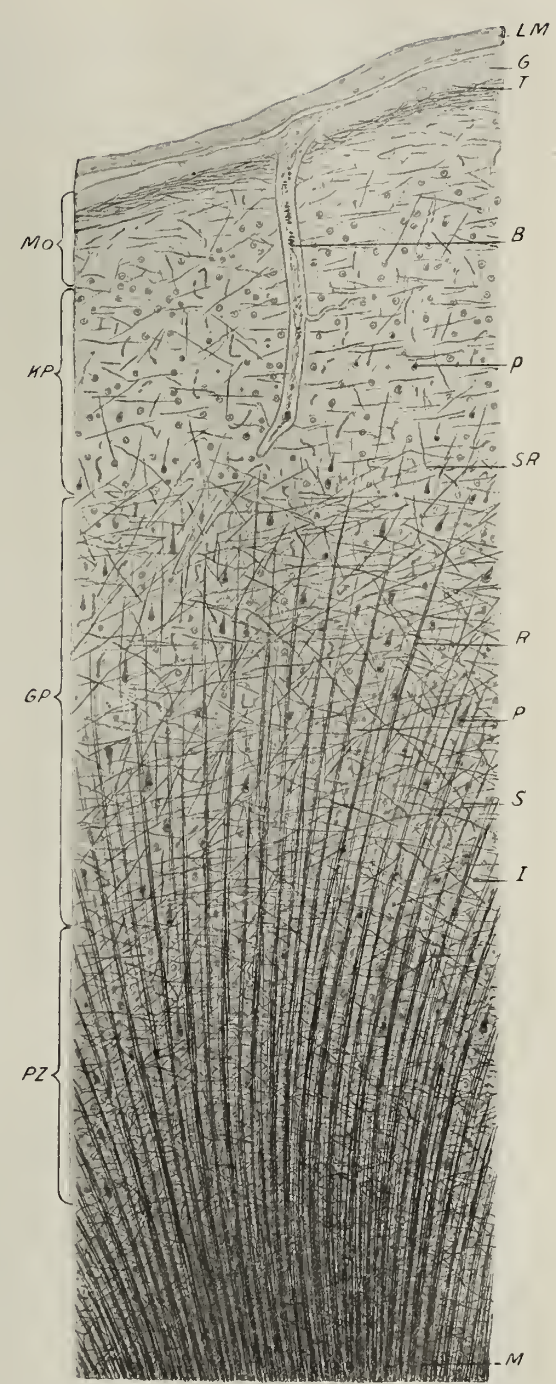


Fig. 321. Aus einem senkrechten Durchschnitt durch die Großhirnrinde des Menschen. Markscheidenfärbung. *B* Blutgefäß; *G* oberflächliche Glialage; *GP* Schicht der großen Pyramiden; *I* interradiäres Flechtwerk; *KP* Schicht der kleinen Pyramiden; *LM* Leptomenings; *M* weißes Marklager; *Mo* molekulare Rindenschicht; *P* große Pyramidenzelle; *p* kleine; *PZ* Schicht der polymorphen Zellen; *R* Radiärbündel; *S* schräge sensible Fasern; *SR* superradiäres Flechtwerk; *T* Tangentialfasern. V. 38. (Das Bild entspricht insofern nicht der Wirklichkeit, als die feinen markhaltigen Fäserchen bei stärkerer Vergrößerung eingetragen sind.)

Aber auch die Anordnung, Stärke und Dichtigkeit der Neurite ist in den verschiedenen Rindengebieten eine sehr verschiedene, was besonders leicht durch die Verfolgung der markhaltigen Fasern, die sog. Myeloarchitektonik, zu erkennen ist. Schnitte, welche nach einer der Markscheiden-Färbungsmethoden gefärbt sind, lassen viel deutlicher Bilder einer teils radiären, teils senkrecht dazu verlaufenden horizontalen Streifung erkennen, wobei die parallel zur Oberfläche verlaufenden Faserzüge wieder eine örtlich verschiedene Schichtung der Großhirnrinde bewirken.

Ein Eingehen auf diese Verschiedenheiten im feineren Bau der Großhirnrinde ist hier unmöglich. Es sollen nur der ontogenetische Grundtypus und einige Abweichungen von diesem besprochen werden[1]).

Unmittelbar unter der Pia liegt 1. die molekulare Schichte, welche nur spärliche Zellen und fast keine markhaltigen Fäserchen enthält. Sie wird von einer schmalen Glialage bedeckt (Fig. 321, *G*), in welcher einzelne Gliakerne, die wie nackt (ohne Zellkörper) erscheinen. Darunter folgt eine Schichte von Horizontalfasern, die außen aus feineren markhaltigen Fasern besteht, innen auch dickere beigemischt enthält. Man hat diese oberflächliche Schichte daher auch als zonale Schichte (Kölliker) bezeichnet. Der tiefere, grobfaserige Abschnitt dieser Schichte ist besonders im Hinterhauptslappen als Bechterewscher Streifen ausgebildet.

Die spärlichen Nervenzellen sind teils kleine, polygonale, teils mit horizontal verlaufenden Fortsätzen, die alle den Wert von Neuriten besitzen sollen (pluripolare, auch Ramon y Cajalsche Zellen, Fig. 322). Die Glia-

Fig. 322. Schematische Darstellung der Großhirnrinde nach Befunden an Golgi-Präparaten, hauptsächlich nach R. y Cajal-Retzius. *I* Molekularschicht; *II* kleine, *III* große Pyramidenzellen; *IV* polymorphe Zellen; *V* Marklager. *1*, *2* R. y Cajalsche Zellen; *3*, *4*, *5* Gliazellen nach Retzius; *6* Kurzstrahler; *7* kleine Pyramidenzelle; *8* mit gegabeltem Spitzenfortsatz; *9*, *10*, *11* sog. Martinottische Zellen mit aufsteigendem Neurit; *12* kleine Pyramidenzelle mit aufsteigendem Neurit; *13* große Pyramidenzelle mit aufsteigenden Kollateralen; *14* polymorphe Zelle, *15* mit geteiltem Neurit im Marklager; *16* mit horizontal abgehendem Neurit; 17 Golgische Zelle; *18* aus dem Marklager aufsteigende Kollaterale einer großen Pyramidenzelle; *19* kortikopetale Faser; *20* Langstrahler.

1) Die einzelnen Schichten werden verschieden bezeichnet. Die hier gebrauchte Nomenklatur lehnt sich teils an die ältere von Meynert geschaffene teils an die neuere von Brodmann und Vogt an.

zellen besitzen teils ebenfalls oberflächlich horizontal ausgebreitete Fasern, welche einen Teil der oberflächlichen Gliahülle bilden, während von ihrer Unterseite lange Fasern radiär in die Rinde sich einsenken (Retziussche Zellen); teils senden die Gliazellen radiär die Horizontalschichte durchsetzende Fasern an die Oberfläche, wo sie zu dem kutikularen Grenzhäutchen verschmelzen, das auch hier die Glia gegen die Pia scharf abgrenzt.

Während manche Autoren die oberflächlichen Tangentialfasern als Assoziationssysteme auffassen, hält man dies von anderer Seite (Kölliker) für ganz unberechtigt.

Durch eine faserärmere Schichte geht die zonale in die noch faserärmere 2. äußere Körnerschichte über. Auf sie folgt 3. die Schichte der kleinen Pyramidenzellen, welche etwas reichlichere Horizontalfasern enthält, die in ihrer Gesamtheit das supraradiäre Flechtwerk bilden. Unter den Zellen finden sich nicht selten solche mit zwei auseinanderweichenden Spitzenfortsätzen (Cellulae bicornes, Fig. 322) nnd solche mit peripheriewärts aufsteigendem (kortikopetalem) Neurit.

Darauf folgt ein dichter Streifen feinster und gröberer markhaltiger Horizontalfasern, der äußere Baillargersche Streifen, der mit der 4. Schichte, der inneren Körnerschichte, wo diese vorhanden ist, zusammenfällt. In der motorischen Rinde z. B., im Gyrus centralis anterior, fehlt diese innere Körnerschichte und folgt die 5. Schichte, die der großen Pyramidenzellen, die hier besonders deutlich ausgebildet ist. Diese Zellen erreichen eine Länge von 80—100 μ im motorischen Rindenfeld. Wie die Mehrzahl der vorigen, senden sie ihre Neurite, die bald markhaltig werden, in das Marklager, während ihre dendritischen Spitzenfortsätze bis in die molekulare Schichte reichen, hier noch oft horizontal umbiegen. Die Schichte der großen Pyramidenzellen ist außen arm an horizontal oder schräg verlaufenden markhaltigen Fäserchen, welche zwischen den radiären Bündelchen das sog. interradiäre Flechtwerk bilden; in der Tiefe verdichten sie sich wieder zu einem deutlichen, horizontalen, dem inneren Baillargerschen Streifen. Besonders scharf ausgebildet ist er im Bereiche der Fissura calcarina und wird hier als Vicq d'Azyrscher oder Gennarischer Streifen bezeichnet. In der »Sehrinde« (Calcarinatypus) erfährt auch die innere Körnerschichte eine Dreiteilung, so daß die Schichten auf acht bis neun vermehrt erscheinen.

Dann folgt als 6. die Schichte der polymorphen (multiformen) Zellen, welche nach Vogt in eine äußere, mehr aus dreieckigen, und eine innere, aus spindelförmigen Zellen bestehende Lage zerfällt. Auch diese Zellen senden ihre Neurite vorwiegend zentralwärts. Die spärlichen, markhaltigen Fasern verdichten sich in der Tiefe abermals zu einem Horizontalfaserzug, der endlich in das weiße Marklager übergeht. Man hat diese Tangentialfasern als intrakortikale und teils schon im Marklager gelegene, intramedulläre, tiefe Assoziationsfasern aufgefaßt.

Die von der weißen Markmasse aufsteigenden Fäserchen legen sich zu mehr oder weniger scharf getrennten Bündelchen, den Markstrahlen (Fig. 321), zusammen, um sich in der Schichte der kleinen Pyramidenzellen allmählich zu verlieren.

Zwischen den Pyramiden- und den polymorphen Zellen finden sich noch Golgische Zellen vom Typus II. Eine besondere Form dieser sind die Martinottischen Zellen; sie besitzen eine dreieckige Gestalt, können auch zwischen den großen Pyramiden liegen und senden ihren Neurit peripherwärts, wo er unter Abgabe zahlreicher Seitenäste an der Oberfläche horizontal umbiegt.

Die horizontal verlaufenden Fasern rühren meist von den Kollateralen der Pyramidenzellen her, teilweise auch von Fasern, die von anderen Zellen stammen.

Die radiären Bündel werden teils von den markhaltigen Neuriten der Pyramidenzellen gebildet, also von kortikofugalen Fasern, teils von kortikopetalen, deren Telodendrien Teile des supraradiären Flechtwerkes bilden.

Die Hüllen des Zentralnervensystems.

Die harte Hirnhaut (Dura mater) ist dort, wo sie dem Knochen anliegt, dessen inneres Periost. Sie zeigt daher auch im allgemeinen den feineren Bau der Beinhaut, d. h. ist ein geflechtartiges fibröses Gewebe, das durch reichliche, aber feinste elastische Fäserchen ausgezeichnet ist. Auch besitzt sie an ihrer Außenfläche eine an Mächtigkeit wechselnde Zellage, die als Osteoblastenschichte aufzufassen ist. Im besonderen zeigt die Dura aber sowohl in Anordnung, wie feinerem Aufbau bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. So erscheint sie in der Umgebung der Blutleiter (Sinus) gegen diese in ein grobmaschiges, schwammartiges Balkenwerk umgewandelt, dessen Lücken durch oft dünngestielte, am Durchschnitt keulenförmig erscheinende Fortsätze der Leptomeninx, die sog. Arachnoidalzotten, eingenommen werden. Da diese beträchtliche Mengen von Flüssigkeit zwischen ihren Bündeln aufspeichern können, besitzt diese Einrichtung eine große mechanische Bedeutung für den Schutz der dünnwandigen Blutleiter. Bemerkenswert ist auch das Vorkommen kleinerer Gruppen großblasiger Zellen in der dem Knochen anliegenden Dura zu beiden Seiten des Sichelblutleiters. Diese Zellen sehen wie Fettzellen aus, sind aber durch die pralle Spannung ihrer Wände und die Trennung durch Fasergewebe ausgezeichnet. Auch ihnen dürfte eine mechanische Bedeutung als druckelastischen Elementen zukommen.

In ihren freien, d. h. nicht dem Knochen anliegenden Teilen kann man an der Dura stellenweise zwei Blätter unterscheiden, ein parietales und ein viszerales, die sich trennen lassen. Auf die Außenfläche des ersteren lassen manche Autoren eine Zellschichte sich fortsetzen, der sie die Bedeutung eines Epithels zusprechen, die aber nur aus abgeplatteten Bindegewebszellen besteht. Darunter verdichtet sich das elastische Gewebe stellenweise zu einer Art Elastica externa. Stets ist eine solche als Elastica interna unter dem die Innenfläche bedeckenden einfachen Plattenepithel mesenchymaler Natur gut entwickelt. Während das äußere Blatt seine fibröse Beschaffenheit überall beibehält und in den längsgetroffenen Faserzügen, die sich oft zu deutlichen Lamellen, ähnlich wie in der Hornhaut, zusammenlegen, auffallend lange, stäbchenförmige Zellkerne zeigt (die von manchen für Muskelkerne gehalten worden sind), kann sich das innere da und dort auflockern und Spalten (Lakunen) zeigen. Dies entspricht der doppelten Anlage der Dura (Hochstetter; vgl. S. 128).

Die Falx cerebri stellt eine Duplikatur der Dura dar. Im Alter treten fast regelmäßig Verkalkungen in der Dura auf, teils diffuse, teils in Form manchmal konzentrisch geschichteter Bildungen, der sog. Sandkörper, Corpuscula arenacea. Auch Knochenbildungen sind nicht selten.

Dort, wo die Dura durch zarte Bälkchen in das Balkengerüst der nach innen gelegenen Arachnoidea übergeht, setzt sich die platte Zellage auf diese fort. Sie kleidet den gesamten Subdural- wie auch Hyparachnoidalraum als mesenchymales Epithel aus. Auf den Arachnoidalzotten kann die Zellage mehrschichtig werden. Unter ihr findet sich auch eine elastische Grenzhaut, während im Inneren der Zotten elastisches Gewebe fehlt. Der feinere Bau der Arachnoidea wurde bereits besprochen (S. 117). Die Pia ist dort, wo sie als getrennte Lage erkenntlich ist — im Bereiche des Gehirns ist sie vielfach von der Arachnoidea nicht zu trennen —, ein lockeres, lamelläres Bindegewebe (Fig. 31 , *P*). Dura, wie Pia sind reich an Blutgefäßen. Die Arterien in ersterer sind oft durch stellenweise in mehrere konzentrische Lagen gespaltene M. elasticae intimae ausgezeichnet. Die Venen sind muskellos und nur durch die zarte Endothellage von dem derben, fibrösen Gewebe getrennt. Man findet daher in der dem Schädel entnommenen Dura regelmäßig kleinere und größere Blutaustritte im Anschluß an die offenbar durch mechanische Einwirkung verletzten Venen. Manche Autoren haben den Venenwandungen auch Muskelzüge zugeschrieben.

Die Blutgefäße des Zentralnervensystems.

Im Rückenmark gelangen die Arterien auf dem Wege der Wurzeln in die Pia mater und bilden hier ein Netz von Anastomosen. Ein unpaarer Zug dieses Netzes läuft in der ventralen Medianlinie als Fortsetzung der Arteria spinalis ventr. (Fig. 314) und gibt zahlreiche Äste in das Septum long. ventr. ab, von wo aus sie in die graue Substanz eindringen und diese versorgen. Außerdem dringen aus dem Piaplexus ringsum Ästchen ein, welche hauptsächlich den weißen Markmantel versorgen.

Alle diese Arterien sind Endarterien, d. h. sie gehen keine weiteren Anastomosen ein und lösen sich in der grauen Substanz in ein engmaschiges Kapillarnetz auf, während die Kapillaren in der weißen Rindensubstanz mehr langgezogene Maschen bilden.

Die Venen halten sich nicht an den Verlauf der Arterien. In der Tiefe, entlang dem Zentralkanal, verlaufen Stämmchen, welche durch Anastomosen mit oberflächlichen in der Pia zusammenhängen.

Klein- und Großhirn werden von dichten Kapillarnetzen durchzogen, die aus Arterien, welche allenthalben aus der Pia eindringen, hervorgehen. Auch hier sind die Netze in den Ansammlungen von Ganglienzellen besonders dicht, weniger in der weißen Substanz, wo sie, dem Faserverlauf entsprechend, längsgestreckt erscheinen.

Während die stärkeren Gefäße von spärlichem Bindegewebe begleitet werden, das jedoch durch die Membrana limitans der oberflächlichen Gliahülle, welche überall auf die Gefäße übergeht (Fig. 312, *GM'*), vom nervösen Gewebe isoliert erscheint, werden die Kapillaren unmittelbar von Glia umgeben; und zwar laufen die Fasern der Astrozyten radiär auf ihre Oberfläche zu und endigen an ihr mit Endknöpfchen, eine Einrichtung, die gewiß auch von mechanischer Bedeutung ist.

Lymphgefäße fehlen dem Zentralnervensystem. Näheres s. S. 298.

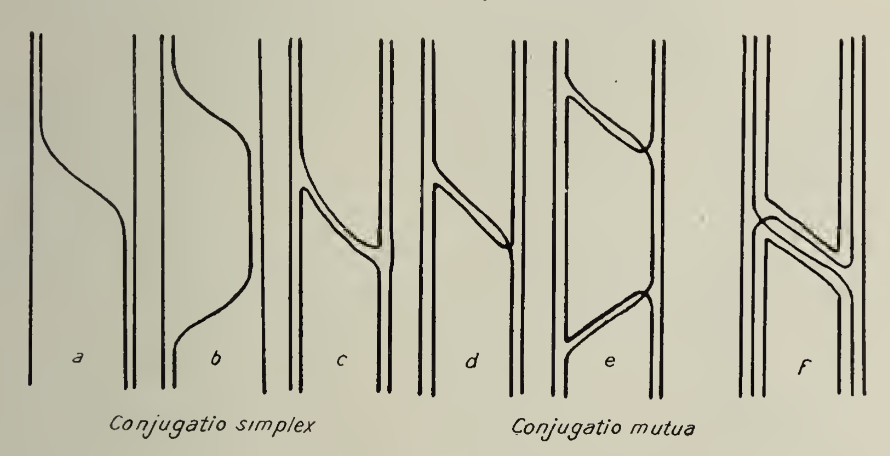


Fig. 323. Schemata verschiedener Nervenverbindungen.

Nervenendigungen.

Schon nach dem Austritte aus dem Rückenmark findet unter den Wurzelbündeln der Nerven ein gegenseitiger Austausch von Fasern statt, wodurch nervöse Geflechte, Plexus (P. cervicalis, brachialis, lumbalis, sacralis usw.), entstehen. Dieser Faseraustausch, den man fälschlich als Anastomose bezeichnet — wobei ein wirkliches Zusammenfließen von Elementarteilen stattfinden müßte —, kann in verschiedener Weise

vor sich gehen: indem von einem Bündel sich ein Teil abspaltet, der in ein anderes hinüberbiegt und mit diesem weiter verläuft (Fig. 323, *a*) oder nach kürzerem oder längerem Verlaufe wieder in das ursprüngliche Bündel zurückkehrt (*b*) (Conjugatio simplex); dieser dauernde oder vorübergehende Austausch kann auch gegenseitig sein (*d, e*) (Conjugatio mutua); endlich können auch rückläufige Verbindungsschlingen allein (*c*) oder kombiniert mit anderen Formen (*f*) vorkommen. Was hier im groben vor sich geht, wiederholt sich im feineren stets vor der Endigung der Nerven, sowohl der sensiblen, als der motorischen.

Solche feine, mit freiem Auge nicht mehr wahrnehmbare Plexus markhaltiger Fäserchen, die noch vielfach gemischter Natur sind, indem sie sympathische Fasern beigemengt enthalten, finden sich z. B. in der Haut. Aus diesen markhaltigen gehen dann noch feinere, marklose Geflechte hervor.

Bei dieser Aufbündelung in den Plexus schwindet allmählich das Bindegewebe; zunächst das Epineurium, so daß die feineren Bündel nur aus Peri- und Endoneurium bestehen, welche sich weiterhin auf einen einfachen Zellbelag (Henlesche Scheide) und die Fibrillenscheide reduzieren. Endlich schwinden auch diese in der genannten Reihenfolge, und die marklos gewordenen Fasern werden nur noch von Scheidenzellen als Fortsetzung des Neurilemms begleitet; namentlich an den Teilungsstellen liegen Zellkerne.

Zur Sichtbarmachung der feineren markhaltigen Plexus hat man sich früher der Aufhellung mit starken Laugen bedient, wobei wohl das Mark der Nerven hervortritt, die marklosen Fasern aber nicht sichtbar werden. Später hat man diese mittels der Vergoldung dargestellt (Cohnheim). Heute bedient man sich zu diesem Zwecke außerdem der Methylenblaumethode (Ehrlich) und der verschiedenen Silberimprägnationen (Golgi, Ramon y Cajal, Bielschowsky).

A. Die Endigungen der zentripetal leitenden (rezeptorischen) Nerven[1]).

Sie leiten Empfindungen und Impulse von der Peripherie zum Zentrum, dienen also bewußten oder reflektorischen Erregungen.

Sie bestehen entweder aus freien, diffusen Endverzweigungen innerhalb des Epithels der reizaufnehmenden Oberfläche (Haut, Schleimhaut, Hornhaut), aber auch in bindegewebigen und fibrösen Häuten, an Gelenken, im lockeren Bindegewebe der Muskeln oder in Endigungen innerhalb besonderer Terminalkörperchen.

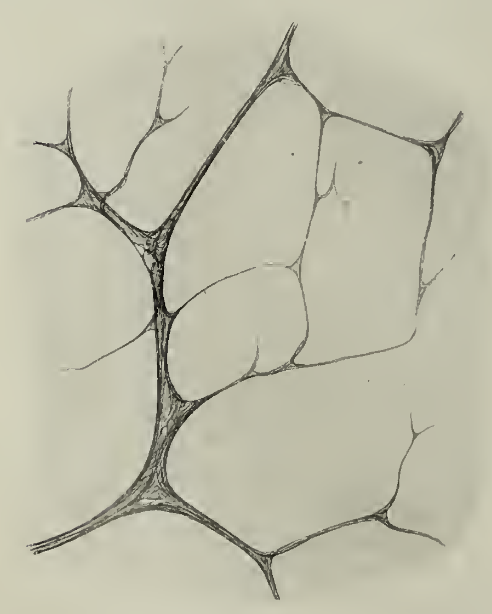


Fig. 324. Grober Nervenplexus aus der Hornhaut des Kaninchens. Vergoldet. V. 80.

1) Steinach (1895) hat gezeigt, daß der Darm zum Teil motorische Innervation auch aus den hinteren Wurzeln erhält. Das hat zur Annahme zentrifugal leitender Fasern, deren Zellen im Rückenmark liegen, durch die hintere Wurzel geführt. Nun kommen bei Anamniern in der Tat Zellen in den Hinterhörnern vor, welche ihre Neurite durch die hinteren Wurzeln schicken, wie motorische Zellen. Aber es handelt sich in diesen Rohon-Beardschen Zellen um im Rückenmark zurückgebliebene Spinalganglienzellen (Fig. 355), welche sensible Hautnerven liefern.

v. Lenhossek und Ramon y Cajal haben beim Huhn Zellen der Vorderhörner ihre Neurite durch die hinteren Wurzeln schicken gesehen; doch weiß man über ihre Endigung nichts Näheres.

1. Diffuse Nervenendigungen.

Am längsten bekannt sind die aus der Hornhaut, wo sie Cohnheim zuerst mittels der Goldmethode verfolgt hat. Die Nerven treten am Rande der Hornhaut als dünne Bündel von 15—20 markhaltigen Fäserchen ein, verlieren ihre Markscheide und bilden



Fig. 325. Feiner hypoepithelialer Plexus aus der Hornhaut vom Frosch; von der Oberfläche gesehen. Vergoldet. *OZ* orthoklone Zellen der Substantia propria. V. 380.

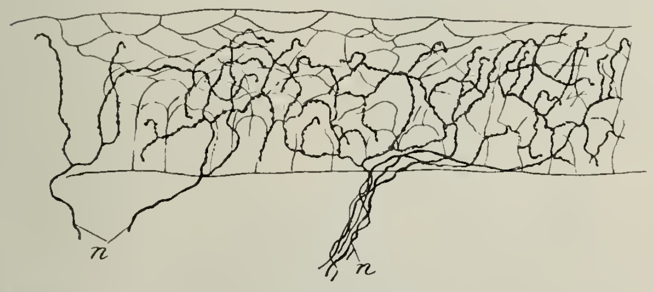


Fig. 326. Endoepitheliale Nervenendigung im geschichteten Pflasterepithel einer 4 wöchigen Katze Golgi-Methode. (Nach G. Retzius.)

ein grobes Geflecht (Fig. 324) markloser Fasern in der tiefen Schicht der Substantia propria.

An den verbreiterten Knotenpunkten des Plexus sieht man Scheidenkerne anliegen.

Aus diesem groben Plexus treten feine Bündelchen, durchbohren fast senkrecht die Lamellen und gelangen bis unter das Epithel. Hier bilden sie noch einen viel feineren, hypoepithelialen Plexus (Fig. 325), aus dem feinste Fäden in das Epi-

thel eindringen, sich hier zwischen den Zellen verzweigen und in verschiedenen Höhen, bis zwischen die oberflächlichsten Zellen, mit etwas verdickten Enden (einfachen, geschlossenen Schlingen oder Retikularen, vgl. die folgende Seite) aufhören. Ähnliche Verhältnisse hat man später in der Haut und in den Schleimhäuten nachweisen können (Fig. 326).



Fig. 327. Eine Sehnenspindel der Katze mit zutretendem markhaltigem Stämmchen, das eine Henlesche Scheide zeigt. Goldpräparat. (Nach L. Kerschner.)

Im geschichteten Epithel sieht man häufig die terminalen Fäden rückläufig werden, besonders auffällig im Epithel des Ureters und der Harnblase.

Ob diese dendritischen Verzweigungen wirklich als die letzten Enden dieser Nerven zu gelten haben oder ob nicht an ihren Enden netzförmige Verflechtungen vorkommen, ist noch nicht sicher entschieden. Manche Autoren (Dogiel) treten für die letztere Annahme ein und halten dendritische Endverästelungen (Retzius) nur für durch mangelhafte Imprägnation bedingt.

Sicher findet eine isolierte Leitung durch die Nervenfibrillen nicht statt, da letztere nicht als unverästelte Fäden von der Peripherie zum Zentrum ziehen. Wir haben im Gegenteil im Verlaufe eines Fibrillenbündels (Neurites) zahlreiche Aufspaltungen und Netzbildungen kennen gelernt. Das klassische Beispiel dafür ist die Teilung der Nerven, welche das elektrische Organ des Zitterwelses (Malopterurus niloticus) versorgt; siehe dieses S. 268 u. f.

Es ist überhaupt zweifelhaft, ob die Fibrillen das leitende Element im Nerven darstellen.

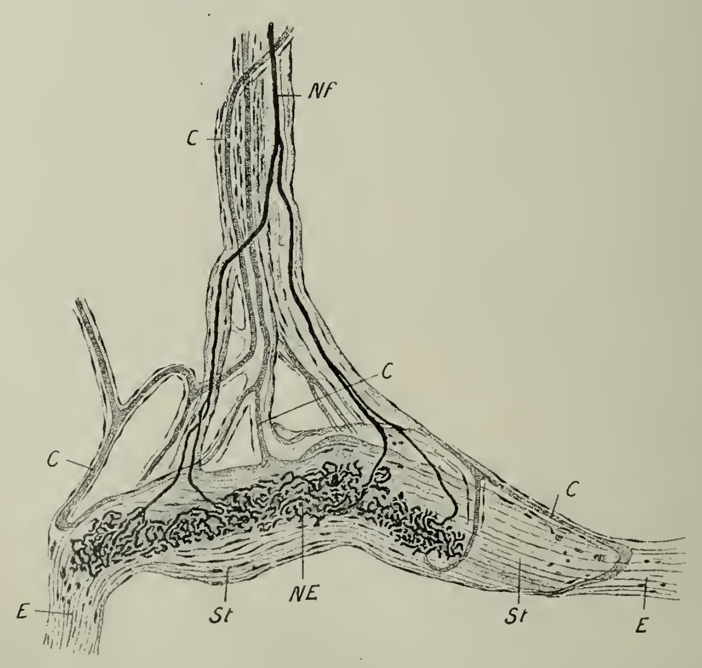


Fig. 328. Ruffinische Spindel aus dem Subkutangewebe der Fingerbeere. Goldpräparat. *C* Kapillaren; *E* büschelförmige Enden der Spindel; *NE* Nervenendigung; *Nf* zutretende Nervenfasern; *St* Spindel aus Bindegewebe und elastischen Fasern. (Nach Ruffini aus H. Rabl.)

Neuroplasma findet sich noch in den periphersten Endigungen. Daher könnte auch dieses, welches vom Zentrum bis zur Peripherie eine zusammenhängende Masse bildet, das leitende Element sein, in dem den Fibrillen nur die Rolle eines Stützapparates zukommen könnte.

Ähnliche freie Endigungen kommen auch im Bindegewebe (in serösen und fibrösen Häuten, Faszien und Aponeurosen) und in den Muskeln vor.

Hierher gehören die sog. Organi musculo-tendinei von Golgi und die Sehnenspindeln. Sie stellen mehr büschelförmige Endbäumchen an den Sehnenansätzen dar (Fig. 327), welche nicht von scharf abgegrenzten Bindegewebshüllen umgeben werden. Sie wurden zuerst von Rollett an der Sehne des M. sterno-radialis vom Frosch nachgewiesen. Die Nerven treten noch als markhaltige an die Sehne heran, teilen sich wiederholt dichotomisch und verlieren dann ihre Hüllen, indem die bindegewebigen mit dem zarten Bindegewebe zwischen den Sehnenbündelchen verschmelzen, während die marklose Faser eine reiche Endverästelung mit zahlreichen eingeschalteten oder endständigen Retikularen bildet.

Analoge Bildungen sind die Endbüsche von Ruffini (Fig. 328) im subkutanen und submukösen Gewebe, die auch an spindelförmigen, mit elastischen Fasern versehenen Bindegewebsmassen sich ausbreiten können. Sie finden sich auch an zahlreichen anderen Stellen, so im Corium, Nagelbett, Endokard, in der Iris und im Ziliarkörper, an der Glashaut der Haarbälge, in der Dura mater.

Über die sensiblen Endigungen an den Muskeln siehe das folgende Kapitel.

2. Nervenendigungen in Terminalkörperchen.

Die Mannigfaltigkeit in der Form dieser Endorgane bezieht sich nicht auf die Art der Nervenendigung an oder in ihnen, sondern nur auf die akzessorischen, meist bindegewebigen Teile und deren Anordnung. Die Nervenendigung findet fast stets mittels kleiner, knopf- oder plättchenartiger Verbreiterungen der terminalen Fäserchen statt, welche die Retikularen oder Netzkörperchen, schleifen- oder schlingenförmige Entbündelungen, geschlossene Netze der Neurofibrillen darstellen.

Eine der einfachsten Formen sind die Tastzellen oder -scheiben- (-menisken) der Säugetiere. Sie wurden zuerst im Rüssel des Schweines, dann in der Epidermis[1]) an verschiedenen Stellen (Fig. 329), in der äußeren Wurzelscheide von Haaren gefunden. Es handelt sich um endoepitheliale Endverzweigungen, welche sich mit platten- oder schalenförmigen Netzkörperchen an die untere Fläche von Zellen anlegen.



Fig. 329. Tastscheiben in der Fingerkuppenhaut der Katze. Silberimprägnation. *E* Epidermis; *A* zutretendes Nervenästchen; *T* Tastscheibe. Starke Vergrößerung. (Nach Dogiel.)

Hierher gehören auch die sog. Eimerschen Organe in der Schnauze des Maulwurfes, welche ganze Säulen solcher Zellen bilden, an welche mehrere Nerven herantreten, um zwischen den einzelnen Zellen zu endigen.

1) Hier und auch im geschichteten Pflasterepithel der Hornhaut kann man durch Vergoldung oder Versilberung eigentümliche, verästelte, zellenartige Gebilde nachweisen, die Langerhans (1868) für Zellen gehalten hat, an denen zutretende Nervenfäserchen enden sollten. Die Bedeutung dieser sog. Langerhansschen Zellen ist nicht ganz aufgeklärt. Neuestens wurden sie als endoepitheliale Ganglienzellen erklärt, wofür aber keine Beweise erbracht sind.

Ähnliche, aber exoepitheliale Formen finden sich beim Menschen als sog. Meißnersche Tastkörperchen[1]). Es sind ellipsoidisch oder zapfenförmig gestaltete Gebilde (Fig. 330) mit einer bindegewebigen Hülle und durch ihre ganz oberflächliche Lage in den Hautpapillen ausgezeichnet. Am mit Kalilauge oder Essigsäure aufgehellten Präparate zeigen sie eine Querstreifung, so daß sie an Tannenzapfen erinnern. Sie sind nämlich aus quergelagerten und übereinander geschichteten Zellen mit ebensolchen Kernen aufgebaut. Sie besitzen oft 2—3 zuführende, markhaltige Nervenfasern, die dann marklos werden und sich in mehrere Ästchen teilen, welche in spiraligen, meist in der Querrichtung ausgezogenen Windungen verlaufen (Fig. 331). Dabei bündeln sie sich stellenweise zu geschlossenen Neurofibrillennetzen auf, die den

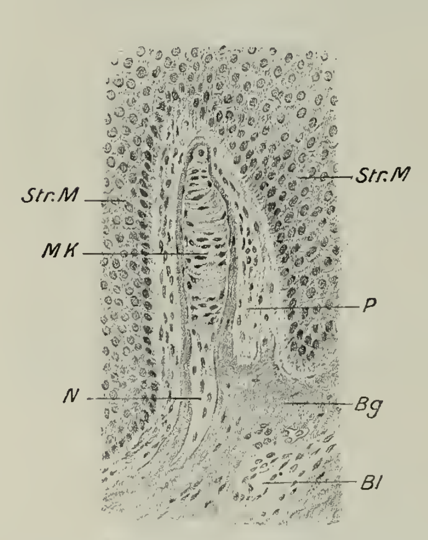


Fig. 330. Meißnersches Tastkörperchen (*MK*) aus der Haut der Fingerbeere einer Hingerichteten. Alkohol. *Bg* Bindegewebe; *Bl* Blutgefäß; *N* zutretende Nervenfaser; *P* Papille; *Str.M* Stratum Malpighi. (Nach H. Rabl aus Mraček.)

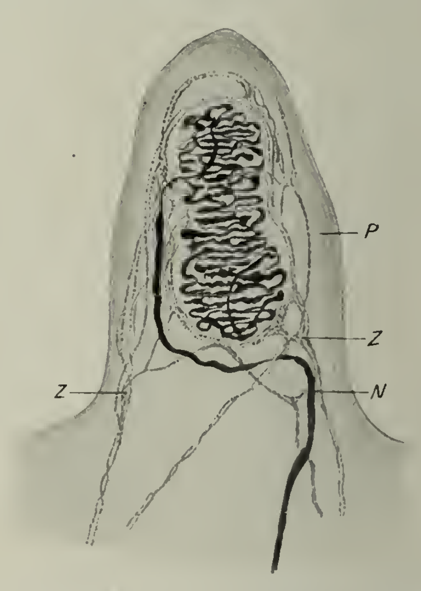


Fig. 331. Ein Meißnersches Tastkörperchen aus der menschlichen Fingerbeere durch Vergoldung dargestellt. *N* Zutretende Nervenfaser; *P* Kutispapille; *Z* feines Nervennetz in der Papille, welches das Körperchen umspinnt. (Nach Crevatin.)

Tastzellen anliegen, aber durch Fibrillenzüge verbunden bleiben (Fig. 332). Sie sind am zahlreichsten in der Vola manus und Planta pedis. Ihre Größe schwankt nach der Örtlichkeit. Sie können 180 μ lang und 66 μ breit werden.

Eine abweichende Art der Meißnerschen Tastkörperchen verliert im oberen Teil die Hülle, so daß die Nervenendverzweigung frei im Gewebe der Papille erscheint.

Bei den Vögeln, besonders bei den Wasservögeln, kommen dicht unter dem Epithel des Schnabels die prinzipiell ähnlich gebauten Grandry-Merkelschen Tastzellen vor (Fig. 333). Große, kreisrunde, aber abgeplattete und in der den Kern enthaltenden Mitte ein- oder beiderseitig eingedellte Zellen sind zu zweien bis vieren übereinander gelagert und durch eine Bindegewebshülle umschlossen zu kugeligen oder elliptischen Körperchen. Die Zellen zeigen eine radiäre Streifung (*4*, *b*) und sollten nach einer Angabe aus dem Epithel stammen; doch ist ihre bindegewebige Herkunft sichergestellt (Szymonowicz).

1) Von dem Göttinger Physiologen Meißner (1852) auf Grund der Kalimethode in der Haut der Fingerspitzen entdeckt.

Die marklos gewordene Nervenfaser tritt zwischen zwei solchen Zellen ein, ihre wenigen Neurofibrillen entbündeln sich und bilden ein endscheibenartiges neurofibrilläres Geflecht von geschlossenen Schlingen und Maschen (*4*).

Nach einem anderen Typus sind die sog. Lamellenkörperchen gebaut.

Sie sind die am längsten bekannten Endkörperchen und wurden von dem Deutschen Vater[1] (1741) bei der Präparation der Digitalnerven und von dem Italiener Pacini (1836) mikroskopisch entdeckt, heißen daher auch Vater-Pacinische Körperchen. Kölliker (1843) hat ähnliche Gebilde im Mesenterium der Katze gefunden und mit seinem Lehrer Henle den Aufbau dieser Gebilde aus zahlreichen Lamellen, den Eintritt einer markhaltigen Nervenfaser, die dann marklos wird und im Inneren ihr Ende findet, festgestellt.

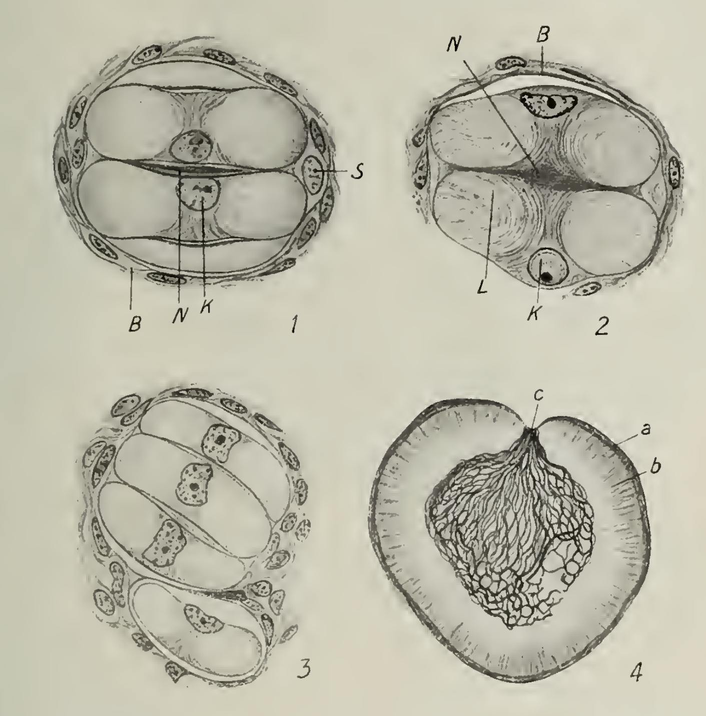


Fig. 332. Meißnersches Tastkörperchen aus der Fingerkuppenhaut des Menschen am Durchschnitt. Silberimprägnation. *H* Hülle; *N* zutretendes Nervenästchen. Starke Vergr. (Nach Dogiel.)

Fig. 333. Tastzellen (Grandry-Merkelsche Körperchen) aus der Wachshaut des Entenschnabels. *1—3* Nach Schnitten (Flemmings Gemisch-Safranin). Seitenansicht. In *1* die Kerne (*K*) der Nervenausbreitung (*N*) zugewendet; *S* Kern der Nervenscheide(?); in *2* (ein dünner Durchschnitt durch die Zellen selbst) die Kerne abgewendet; *L* Lamelläre Struktur der Zellen. *3* ein 4zelliges, unregelmäßiges Körperchen. V. 740. *4* (Nach Dogiel) Querschnitt durch die Nervenausbreitung (Silbermethode); *a* Hülle; *b* Tastzelle; *c* Neurit der zutretenden Nervenfaser.

Es sind elliptische Gebilde von $^1/_4$ bis über 1 mm Länge, die an fettlosen Stellen im Mesenterium der Katze leicht mit freiem Auge gesehen werden.

Die Lamellen sind nicht einfach, sondern schließen je zu zweien einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum ein (v. Schuhmacher). Zwischen diesen Doppellamellen (Fig. 334 u. 335, *DL*), die mit platten Zellen, wie das Perineurium, bekleidet sind — weshalb die Oberfläche versilberter Lamellenkörperchen eine Endothelzeichnung zeigt —, befinden sich Spalträume, die gewöhnlich keine Flüssigkeit enthalten.

Die zutretende, erst im Inneren des Körperchens marklos werdende Nervenfaser liegt in einer axialen, stärker färbbaren Masse, dem sog. Innenkolben und endigt mit einer, oder gabelförmig gespalten, mit zwei knopfförmigen Verdickungen. Die

1) Professor der Anatomie und Botanik in Wittenberg.



Fig. 334. Querschnitt durch ein Vater-Pacinisches Körperchen aus der Sohlenhaut des Menschen. Erlickis Fl. + 1 % Eisessig. *DL* Doppellamellen; *G* Blutgefäße zwischen oberflächlichen Lamellen; *IK* Innenkolben. V. 110.

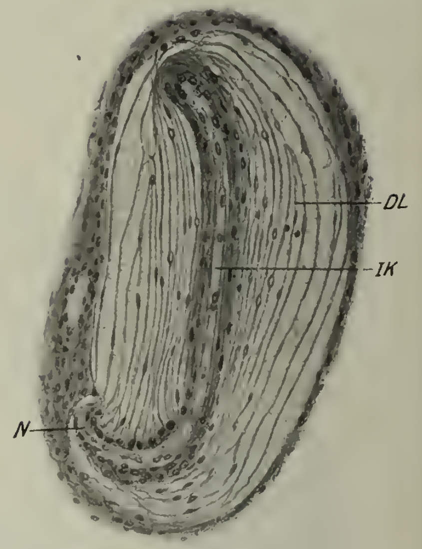


Fig. 335. Ein Vater-Pacinisches Körperchen im Längsschnitt. Von der Beugeseite des Daumens einer Fledermaus (Vesp. mur.). Pikrinsublimat. *DL* Doppellamellen; *IK* Innenkolben; *N* zutretende Nervenfaser. V. 160.

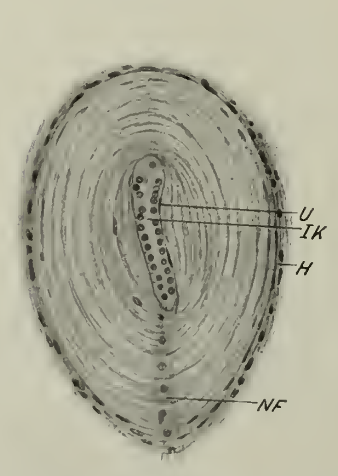


Fig. 336. Herbstsches Körperchen aus der Zunge der Gans am Durchschnitt. *H* Äußere, kernhaltige Hülle; *IK* Innenkolben; *NF* zutretende Nervenfaser; *U* flache Kerne auf dem Innenkolben. V. 190.

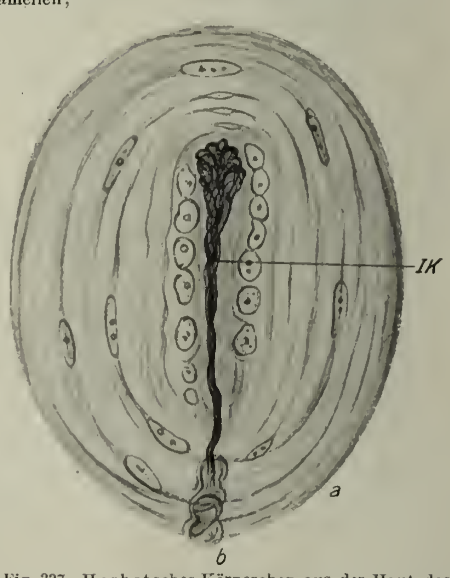


Fig. 337. Herbstsches Körperchen aus der Haut des Entenschnabels. Silbermethode. *a* Hülle; *b* markhaltige Faser, welche im Innenkolben *IK* endigt. (Nach Dogiel.)

Doppellamellen, welche diesen Innenkolben unmittelbar umgeben, bilden oft nur Halbrinnen, die in einer Nahtlinie zusammenstoßen. Die Kerne reichen bis an den Innenkolben, und die äußeren Lamellen enthalten stets auch elastische Fasernetze. Blutkapillaren (Fig. 334, *G*) bilden im basalen Teile der Körperchen ein reichliches Netz; der Innenkolben bleibt gefäßfrei. Das knopfförmige Ende der marklosen Achsenfaser ist in Wirklichkeit ein geschlossenes Neurofibrillennetz (Fig. 337) von unregelmäßig plättchenartiger Gestalt. Neuere Methoden haben gezeigt, daß in viele Lamellenkörperchen noch eine zweite, marklose Faser eintritt, die erste spiralig umgibt und mit feinen Ästchen innerhalb des Innenkolbens ihr Ende findet.

Die elliptische Form der Lamellenkörperchen geht bei steigendem Blutdruck oder stärkerer Durchfeuchtung der Gewebe in eine fast kugelige über. Sie scheinen mit der Blutdruckregulation in Beziehung zu stehen.

Außer im Subkutangewebe und im Mesenterium finden sie sich noch in der Adventitia der Aorta, in der Umgebung des Pankreas, am Nervus dorsalis penis, in größeren Gruppen in der Nähe der arterio-venösen Anastomosen an den Endphalangen bei Fledermäusen, u. a. O.

Eine modifizierte Form sind die sog. Herbstschen Körperchen bei den Vögeln (in der Wachshaut des Entenschnabels, in der Zunge der Gans). Sie sind kleiner als die vorigen, und ihr Innenkolben besitzt eine kernhaltige Scheide, so daß er am Längsschnitt jederseits von einer Reihe von Kernen begleitet erscheint, während die inneren Lamellen selbst kernarm oder fast kernlos sind (Fig. 336).

Ähnliche Endapparate werden in der Genitalsphäre als Genitalnervenkörperchen (Fig. 338) und an den Gelenken als Gelenknervenkörperchen beschrieben.

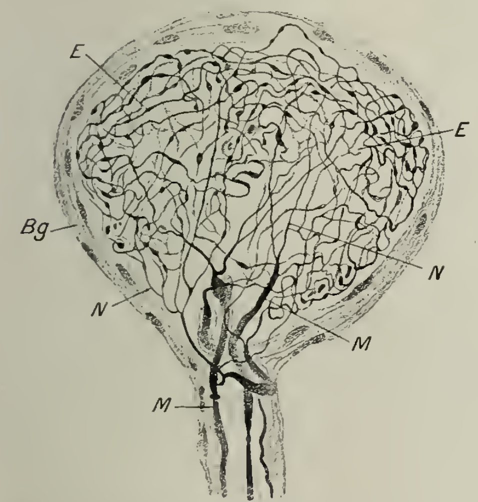


Fig. 338. Genitalnervenkörperchen aus der Glans penis. Methylenblaufärbung. *Bg* bindegewebige Hülle; *E* Endknäuel; *M* markhaltige, zutretende Nervenfasern; *N* marklose. (Nach Dogiel aus H. Rabl.)

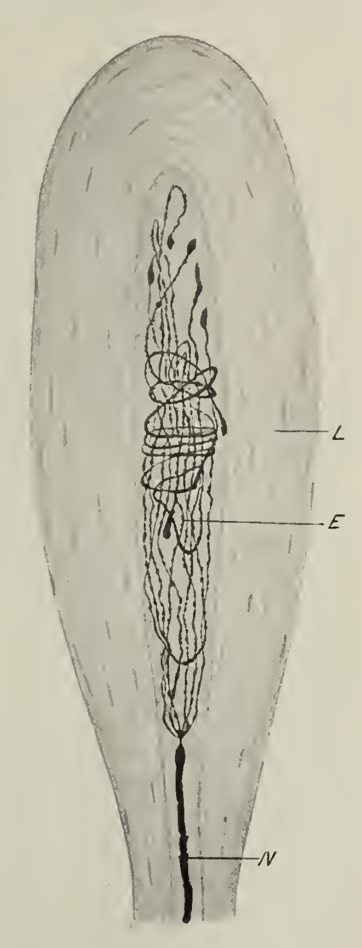


Fig. 339. Ein Golgi-Mazzonisches Körperchen von der Oberfläche eines Handmuskels vom Menschen. Vergoldet. *E* büschelförmige und umflochtene Endverästelung; *L* lamelläre Hülle; *N* zutretende Nervenfaser. (Nach Crevatin.)

An ihnen wurde zuerst beobachtet, daß die Achsenfaser ein Lamellenkörperchen verlassen und in ein zweites eintreten kann (Timofeew); so bilden sie bald mehr kugelige, bald mehr unregelmäßig gestaltete Körper, denen sich sekundäre Nebenkörper anschließen.



Fig. 340. Krausescher Endkolben aus der Bindehaut des Augenlides. Methylenblaufärbung. *Bg* bindegewebige Kapsel; *E* Endknäuel; *M* zutretende markhaltige Nervenfaser; *N* marklos gewordene Nervenfäserchen. (Nach Dogiel aus Mraček-H. Rabl.)

In diese Gruppe gehören auch die Golgi-Mazzonischen Körperchen (Fig. 339), rundliche oder ovale, von wenigen konzentrischen Lamellen umgebene Gebilde, innerhalb welcher der Achsenzylinder reiche Teilungen, Schlingenbildungen, ja förmliche Aufknäuelungen zeigt. Sie finden sich in der Haut, besonders der Geschlechtsorgane, in der Konjunktiva, im Bauchfell und im Nagelbette.

Einfacher gestaltete Endorgane sind schließlich die Terminalzylinder von Ruffini und die Endkolben.

Erstere stellen längliche Gebilde mit einer starken bindegewebigen Hülle, die zahlreiche elastische Fasern enthält, dar. Das ganze Organ wird von der Henleschen Scheide des Nerven umschlossen. Die Nervenfaser tritt seitlich oder am Ende an das Körperchen heran, teilt sich in zahlreiche Äste, die Varikositäten besitzen und deutliche Anastomosen bilden, aber schließlich mit Endknöpfchen frei endigen.

Die Endkolben (Fig. 340) wurden zuerst von W. Krause in der Konjunktiva des Kalbes nachgewiesen. Es sind längliche, kolbenförmige Gebilde, welche innerhalb einer einfachen, bindegewebigen, kernhaltigen Scheide oder spärlicher Lamellen eine feinkörnige Substanz umschließen, in welcher die zutretende Nervenfaser mit netzförmiger Endverbreiterung oder, indem sie in mehrere Äste zerfällt, aufhört. Sie finden sich auch in den Lippen, da und dort in der Haut, z. B. des Schweinerüssels. Die Formen, bei denen geschichtete Lamellen einen verzweigten und gespaltenen Achsenzylinder umschließen, wurden auch mit den Golgi-Mazzonischen Körperchen gleichgestellt (Dogiel).

B. Endigungen der zentrifugal leitenden oder effektorischen Nerven.

Hierher gehören die sog. motorischen Endigungen an den Muskeln, sowie die im elektrischen Organ der Fische und die an Drüsen.

Am längsten bekannt sind die motorischen Nervenendigungen an den Skelettmuskeln, und zwar der Wirbellosen (Tardigraden, Bärtierchen), bei denen Doyère († 1863) die an die Muskelfasern herantretenden Nerven an einem eigentümlichen Hügel an der Oberfläche der Muskelfaser endigen sah; an der Stelle dieser Doyèreschen Hügel findet man bei Käfermuskeln meist die Faser kontrahiert.

Erst viel später hat W. Kühne die Endigungen bei Wirbeltieren aufgefunden, und zwar in Form der Kühneschen Büschel am Brusthautmuskel des Frosches.

Die Muskelnerven dringen als markhaltige Stämmchen meist in der Mitte der Muskelbäuche ein und lösen sich zwischen den Bündelchen und dann zwischen den Fasern zu einem Plexus auf, wobei sich die einzelnen Nervenfasern selbst noch an der Stelle von Schnürringen teilen, so daß an jede Muskelfaser eine, bei sehr langen Fasern auch mehrere Nervenfasern herantreten. Letzteres ist bei den Käfermuskeln die Regel, da die Kontraktionswelle eine viel geringere Länge besitzt als bei den Wirbeltieren, bei denen sie über einen Meter in der Sekunde erreicht.

Dort, wo die Nervenfaser an die Muskelfaser herantritt, verschmilzt ihre Schwannsche Scheide mit dem Sarkolemm[1]), gleichzeitig wird sie auch marklos und löst sich beim

1) Die Endigung findet also hypolemmal statt, wie Kühne schon von Anfang an behauptet hat und nicht epilemmal, wie Kölliker, Stöhr u. a. angenommen haben.

Menschen, bei den Säugetieren und einigen Reptilien (Lacerta) an einer beschränkten, plattenförmigen Stelle in ein eigentümliches Endgeflecht auf, das noch Schwannsche Kerne einschließt.

Das ganze rundliche oder ovale Endgeflecht, die motorische Endplatte (Fig. 341), liegt noch einer kernreichen Anhäufung von Sarkoplasma, der sog. Plattensohle, auf.

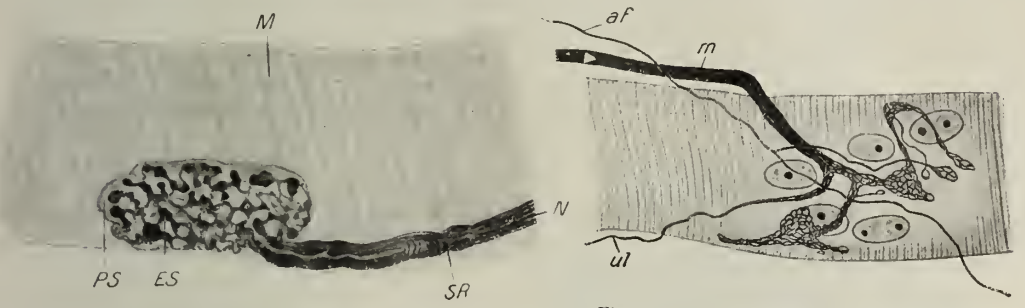


Fig. 341. Eine motorische Endplatte vom Augenmuskel der Katze. Vergoldet. *ES* Endgeäst; *M* Muskelfaser; *N* zutretende, markhaltige Nervenfaser; *SR* deren Teilung an einem Schnürring; *PS* Plattensohle. V. 380.

Fig. 342. Motorische Endplatte aus der Zunge einer jungen Maus. Silberimprägnation. *m* Motorischer Endast; *af* akzessorische sympathische Nervenfaser; *ul* ultraterminale Faser. V. 1800. (Nach J. Boeke.)

An Goldpräparaten erscheint das Ende gewöhnlich als unregelmäßige Verästelung (Arborisation terminale von Ranvier), deren anliegende Scheidenkerne wohl von den Kernen der Plattensohle zu unterscheiden sind; doch nahm schon Kühne eine netzförmige Verbindung an, und neuere Methoden haben wirklich Netzbildungen (Fig. 342) aufgedeckt, die sich noch in Neurofibrillen auflösen lassen. Manchmal sieht man eine solche Endplatte zwei benachbarten Mnskelfasern gemeinsam aufliegen.

Wie Biedermann zuerst beim Flußkrebs gesehen hat, tritt an die Endplatte manchmal noch eine zweite marklose Nervenfaser heran.

Andererseits kann sich aus der Endplatte noch ein feines, markloses Fäserchen losmachen und mit einer varikösen Verästelung ohne Plattenbildung an einer Nachbarfaser endigen (ultraterminale Faser von Ruffini).

Anders gestaltet sich die Nervenendigung bei den Fröschen, Schildkröten und Vögeln. Hier fehlen eigentliche Endplatten; die Faser bildet ein netzartiges Geäst, das sich in der Längsrichtung der Faser ausbreitet. An Goldpräparaten entstehen armleuchter- oder geweihartige Endverästelungen (Fig. 343) von langen, varikösen Zweigen. In Wirklichkeit handelt



Fig. 343. Motorisches Endgeäst der Schildkröte (Testudo). Vergoldet. V. 380.

es sich wieder um Endverästelungen mit zahlreichen, in den Verlauf der Fäserchen eingestreuten und endständigen Retikularen.

Die Muskelfasern besitzen aber neben den motorischen auch sensible Nervenendigungen von mannigfacher Gestalt, und zwar teils an der Oberfläche der Muskelfasern selbst, teils zwischen diesen, im Perimysium.

Erstere endigen entweder frei oder, indem sie eine Schlinge um die Faser bilden, oder sie verästeln sich traubenförmig auf der Faser, oder sie umfassen die konischen Enden der Faser korbförmig. Letzere können auch frei im Perimysium oder in eigenen Endplättchen, Endbüschen endigen, schließlich auch in eingekapselten, den Lamellenkörperchen ähnlichen Bildungen.

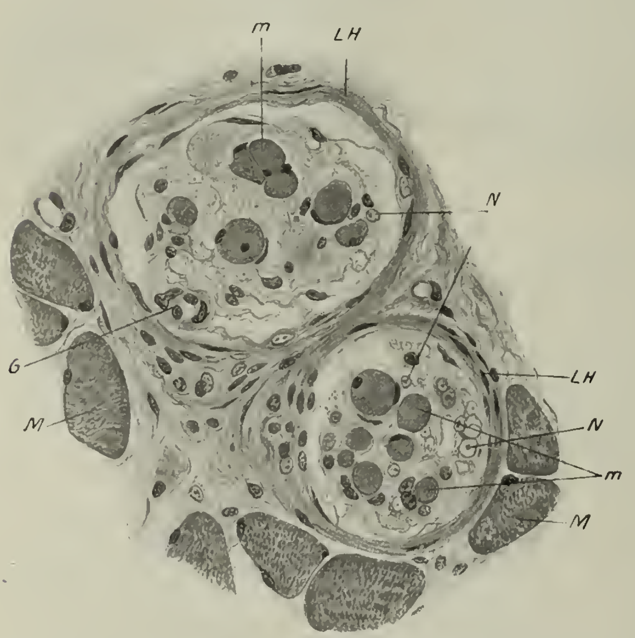


Fig. 344. Eine Doppel-Muskelspindel aus der Zunge des Menschen, am Querschnitt. Pikrinsublimat. *G* Gefäß; *LH* lamelläre Hülle; *M* Muskelfasern der Zunge, quer; *m* dünne Muskelfasern der Spindel; *N* Nervenfasern. V. 380.

Als besondere Endorgane in den Skelettmuskeln müssen die Muskelspindeln bezeichnet werden[1]).

Es sind dies spindelförmige Organe von 2—3 mm Länge und darüber, welche in ihrem Inneren eine Anzahl (1—13) dünner oder sogar noch embryonalen Charakter aufweisender Muskelfasern (Fig. 344) und an diesen endigende Nerven, sowie Gefäße beherbergen, während sie von einer oft deutlich geschichteten und lamellären Bindegewebshülle umschlossen werden. Sie werden bis ins höchste Greisenalter gefunden (S. 212) und nur an wenigen Stellen der Muskulatur (Zwerchfell, Kehlkopf, Pharynx und Ösophagus, Augenmuskeln, M. bulbo- und ischio-cavernosus) vermißt.

An der dicksten Stelle der Spindel tritt ein markhaltiges Stämmchen heran (Fig. 345), durchbohrt die bindegewebige Hülle, wobei die Fasern marklos werden, sich vielfach teilen und an die Muskelfasern herantreten, um diese mit bandförmiger Verbreiterung spiralig zu umhüllen, wie dies z. B. bei der Maus der Fall ist, oder an ihrer Oberfläche mit traubenähnlichen Verästelungen, ähnlich wie an den Sehnenspindeln, zu endigen. Neben diesen eigentümlichen, wohl sensiblen Endigungen besitzen dieselben Muskelfasern aber stets noch echte motorische Endplatten (Kerschner, Ruffini). Sie können entweder von anderen Nervenfasern herrühren, oder es teilt sich eine Faser in zwei Äste, deren einer die motorische Endplatte liefert, während der andere die Muskelfaser umspinnt.

Man hat die Muskelspindeln mit dem Muskelgefühl in Zusammenhang gebracht.

Das elektrische Organ der Fische geht aus einem Teil der Anlage der Rückenmuskulatur hervor (Babuchin).

---

1) Von Kölliker (1862) und Kühne (1863) bei den verschiedensten Wirbeltieren entdeckt.

Es besteht bei Torpedo aus zwei mächtigen Säulen zu seiten der Wirbelsäule, die am Querschnitt von regelmäßigen, vielseitigen, durch Bindegewebssepten getrennten Prismen gebildet werden, am Längsschnitt aus einer Unzahl übereinander geschichteter Plättchen bestehen. Markhaltige Fasern treten an das Organ heran, teilen sich wiederholt dichotomisch an der Stelle Ranvierscher Einschnürungen, werden marklos und bilden immer feinere Plexus, um sich schließlich in ein feinstes Netzwerk zwischen den Platten aufzulösen, aus dem sich noch stiftchenförmige Aufsätze erheben. Dadurch erhalten die leicht zu isolierenden Platten bei schwacher Vergrößerung ein punktiertes oder feinkörniges Aussehen auf der einen Fläche, während die andere, bindegewebige, glatt ist. Erstere ist stets negativ gegenüber der anderen.

Wie Th. Bilharz[1]) für den Zitterwels gezeigt hat, wird hier das ganze elekrische Organ jeder Seite von einer einzigen Nervenfaser gespeist, die sich in ungezählte Ästchen auflöst, so daß die nervöse Masse im Laufe der Verästelung gewaltig zunimmt. Daraus muß geschlossen werden, daß die einzelnen Neurofibrillen nicht selbständig leitende Elemente sein können.

Die Endigungen an den Herzmuskeln, sowie an der glatten Muskulatur, sind wesentlich verschieden von jenen, die an den Skelettmuskeln beschrieben wurden.

Beide Muskelarten werden von sympathischen Geflechten versorgt, in deren Verlaufe Ganglienzellen, welche in den willkürlichen Muskeln stets fehlen, eingelagert erscheinen.

Am schönsten sind diese Ganglienzellen im Bereiche des Darmtraktes, und zwar zwischen der Ring- und Längsmuskulatur in den Knotenpunkten des sich hier ausbreitenden Nervenplexus (Pl. myentericus, Auerbach) zu sehen. Die Neurite der

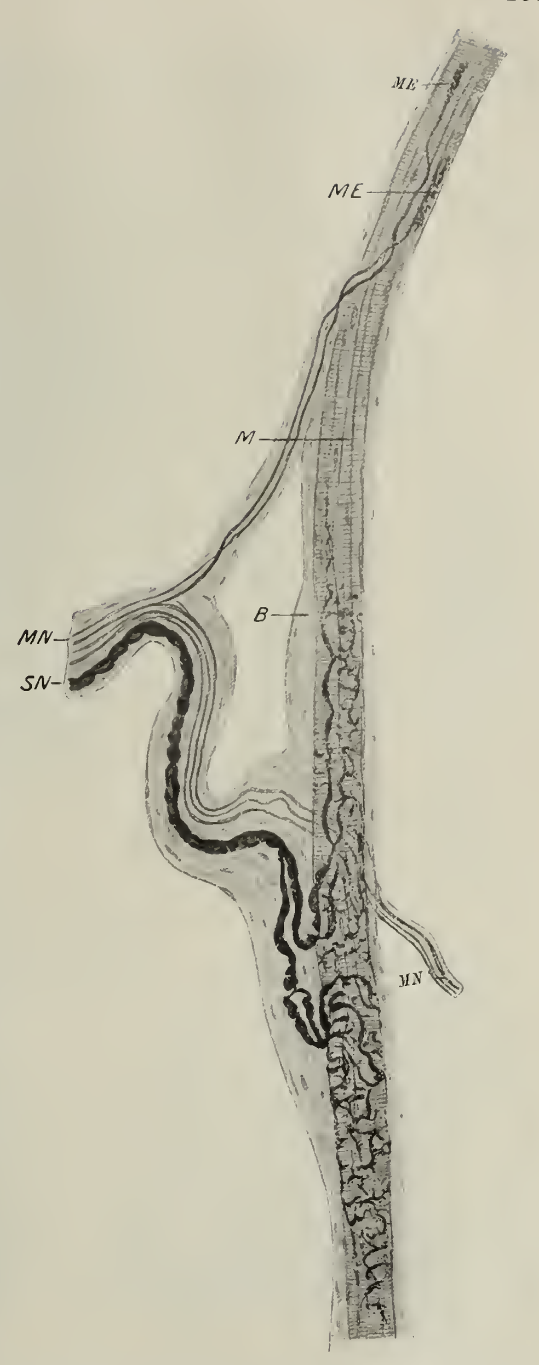


Fig. 345. Muskelspindel aus dem M. lumbricalis des Kaninchen mit den zutretenden Nerven, vergoldet; isoliert. *B* Bindegewebshülle; *M* quergestreifte Muskelfasern; *ME* motor. Endigung; *MN* motor. Nerven; *SN* sensible Nerven. V. 230. (Nach L. Kerschner.)

1) Ein österreichischer Arzt, der in Kairo lebte (1825—62).

Ganglienzellen bilden zwischen den Muskelbündeln ein noch feineres Geflecht, aus dem feinste Fäden abzweigen, welche ohne eigentliche Endplatten, nur mit Retikularen in ihrem Verlaufe oder an ihren Enden sich an die Fasern anlegen.

Ob in der glatten Muskulatur jede Faser ein solches Ende erhält, ist fraglich; ebenso aber, ob die Reizleitung durch die Muskelfasern selbst besorgt werden kann.

Die Drüsennerven sind ebenfalls zentrifugal leitende Nerven. Die Sekretion kann von den Nerven aus erregt werden, wie zuerst durch Reizung der Chorda tympani beim Hund für die Unterkieferdrüse gezeigt wurde (C. Ludwig).

Aber nicht nur von der cerebrospinalen Chorda aus, sondern auch durch Reizung des N. sympathicus gelang es, die Unterkieferdrüsen zur Sekretion zu bringen; doch ist in beiden Fällen das Sekret verschieden.

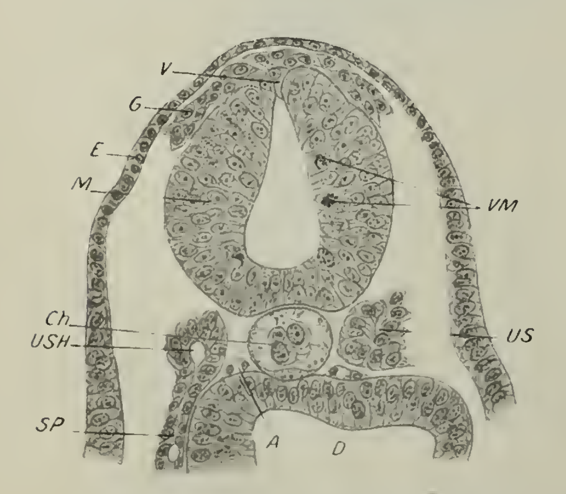
Dem entsprechend hat man auch eine doppelte Innervation, d. h. zweierlei verschiedene Nervenenden an den Drüsenbläschen gefunden (Arnstein, Dogiel).

Im allgemeinen sind die Drüsen sehr reichlieh mit Nerven versehen, die zum Teil aus sympathischen Geflechten stammen, zum Teil cerebrospinalen Ursprunges sind. Diese Fasern mischen sich in feinsten Geflechten, in deren Verlauf Ganglienzellen eingelagert sind und die zwischen den Drüsenläppchen sich ausbreiten. Aus diesen Geflechten gehen feinste Endästchen an die Alveolen heran und endigen hier zum Teil an der Oberfläche der Membrana propria (epilemmal), zum Teil, die Membrana propria durchbohrend, an den Drüsenzellen selbst (hypolemmal).

Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die eine dieser Nervenendigungen dem Sympathikus, die andere dem cerebrospinalen Nerven angehört. Speziell bei den Speicheldrüsen könnte man die äußere (epilemmale) dem Sympathikus zuschreiben, da die Korbzellen wahrscheinlich muskulöser Natur sind. Andererseits hat man an manchen endokrinen Drüsen (Nebenniere) Nervenendigungen gefunden, welche der hypolemmalen der Speicheldrüsen entsprechen.

Entwicklung des Nervengewebes.

Die Entwicklung des gesamten Nervensystems ist eine einheitliche und geht



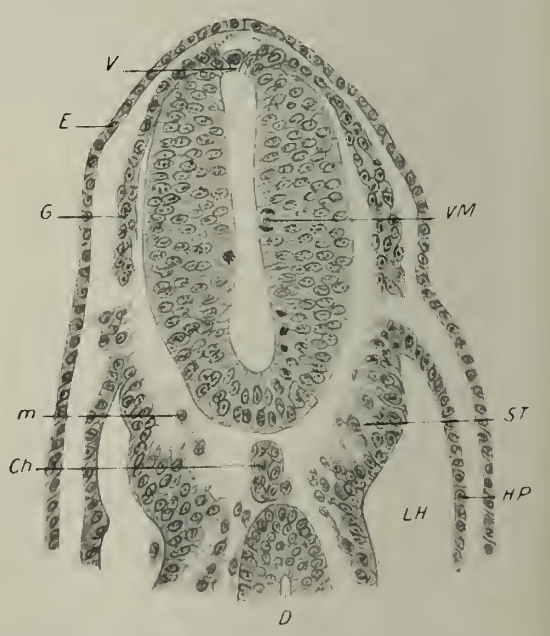


Fig. 346. Zwei Querschnitte durch Haifischembryonen (Pristiurus melanostomus), um die Anlage und das Herabrücken der Nerven- oder Ganglienleiste zu zeigen. *A* Aorta; *Ch* Chorda dorsalis; *D* Darmhöhle; *E* Epidermis-(Horn-)blatt; *G* Ganglienleiste; *HP* Hautplatte; *LH* Leibeshöhle; *M* Medullarrohr; *SP* Seitenplatte; *ST* Sklerotom; *US* Ursegment; *USH* Urwirbelhöhle; *V* dorsale Verschlußstelle des Medullarrohrs; *VM* ventrikulare Mitosen; *m* losgelöste Mesenchymzellen. V. 160.

aus vom oberen Keimblatte oder Ektoderm. Aus diesem bildet sich bei niederen Tieren eine axiale, verdickte Zellplatte, die sog. Medullarplatte, während es bei den Amnioten zur Bildung einer Furche kommt, die sich zu einem Rohre, dem sog. Medullarrohre (Fig. 346), schließt und die Anlage des Gehirnes und des Rückenmarkes, aber auch des peripheren Nervensystems darstellt.

An der dorsalen Verschlußstelle des Medullarrohres sieht man Zellen in den Winkel zwischen dem oberen Keimblatt und dem Medullarrohr vorwachsen und sich absondern; sie bilden zu beiden Seiten der Nahtstelle zunächst eine zusammenhängende Zelleiste,

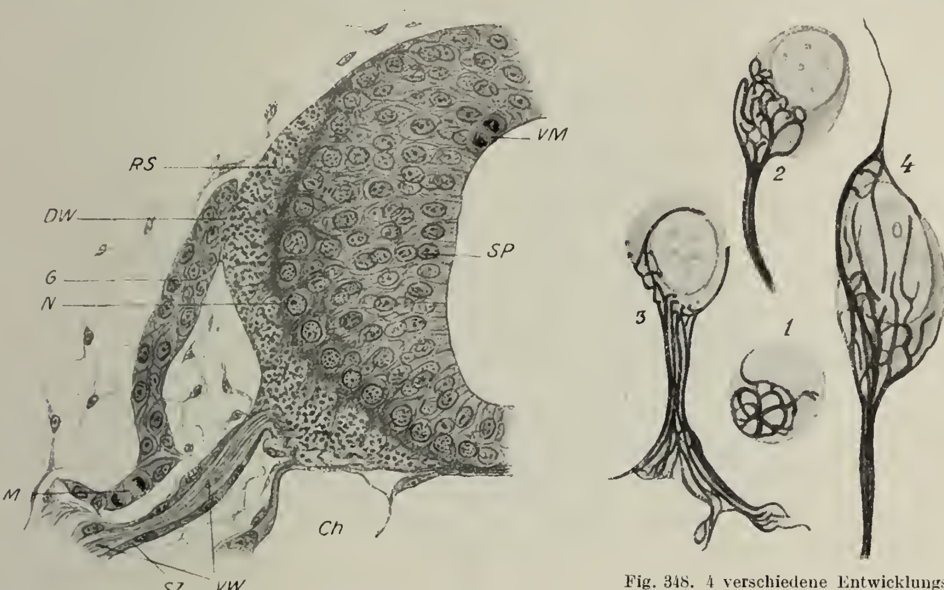


Fig. 347. Rückenmarks- und Ganglienanlage eines 5 Tage alten (9,5 mm langen) Embryo von Acipenser sturio im Querschnitt. Chromsäure-Sublimat. *Ch* Chorda dorsalis; *DW* aus dem Ganglion *G* einwachsende dorsale Wurzel; *M* Mitose; *N* Neuroblasten; *RS* Randschleier; *SP* Spongioblasten (Ependymzellen); *SZ* Scheidenzellen; *VM* ventrikulare Mitose; *VW* auswachsende ventrale Wurzel (eine Scheidenzelle durchschimmernd). V. 380.

Fig. 348. 4 verschiedene Entwicklungsstadien von Neuroblasten aus dem Medullarrohre von Entenembryonen vom 3. und Beginn des 4. Bebrütungstages nach Held. *1* Neuroretikulum im Inneren des Neuroblasten. *2* auswachsender Neurit. *3* der vorwachsende Neurit zeigt die Form eines Wachstumskegels. *4* bipolar gewordener Neurit.

die sog. Ganglienzellenleiste, welche die Anlage der cerebralen wie spinalen Gangliendarstellt, während das geschlossene Rohr, dessen Zellen die gemeinsame Anlage für Ganglien- und Gliazellen bilden, zum Gehirn und Rückenmark wird.

Die Ganglienzellenleiste sondert sich bald in segmentale Gruppen, die Ganglienanlagen, welche zu umfangreichen Körpern heranwachsen und dabei an der Seite des Medullarrohres ventralwärts herabrücken, bis sie in die Gegend der Zwischenwirbellöcher gelangen. Das Wachstum dieser Ganglienanlagen geht teils durch lebhafte Vermehrung der Zellen auf mitotischem Wege (Fig. 347, *M*), teils durch Größenzunahme der einzelnen Zellen vor sich, so daß man bald große und kleine Zellen in den Ganglienanlagen nebeneinander sieht.

Während des Herabrückens der Ganglienmasse wachsen aus einzelnen, größeren Zellen, die man als Neuroblasten bezeichnet, fadenförmige Fortsätze hervor, Neurite die mit der Oberfläche des Medullarrohres in Berührung bleiben, in dieses hineinwachsen und so die Anlage der dorsalen Wurzeln (Fig. 347) der Spinalnerven darstellen.

Unterdessen hat auch die Anlage des Rückenmarkes wesentliche Veränderungen erfahren.

Die ursprünglich zylindrischen Epithelzellen, welche es zusammensetzen, vermehren sich lebhaft durch mitotische Kern- und Zellteilung an der inneren Wandung des Rohres (L. Merk), wo man in diesem Anfangsstadium stets zahlreiche, sog. ventrikulare Mitosen (Fig. 346) findet. Die neu gebildeten Zellen rücken nach außen



Fig. 349. Differenzierung einiger Elemente des Rückenmarkes, größtenteils vom 8 tägigen Hühnerembryo. Golgi-Imprägnation. Nach Befunden von R. y Cajal und v. Lenhossek schematisch zusammengestellt. Nervenzellen mit Buchstaben, Gliazellen mit Ziffern bezeichnet. *a* motorische Vorderhornzelle mit abgehendem Neurit; *b* Vorderstrangzelle; *c* Hinterstrangzelle; *d* und *e* Kommissurenzellen mit Wachstumskegeln; *f* Seitenstrangzelle; *g* bipolare Spinalganglienzelle, deren zentripetaler Neurit sich im Hinterstrang in einen auf- und absteigenden Ast teilt; *h* Spinalganglienzelle, deren Neurit sich im Hinterhorn in ein Telodendrium auflöst (punktiert). *1* Zellen des ventralen, *2* des dorsalen Ependymkeils; *3* Ependymzellen mit faserigem Fortsatz; *4* eine solche vom Zentralkanal abgerückt, mit gegabeltem Fortsatz; *5*, *6* weiter nach außen gerückte, ohne Zusammenhang mit dem Zentralkanal; *7* reicher verästelte Ependymzelle (vom 9 tägigen Embryo).

(bilden die Mantelschichte) und nehmen hier einerseits an Größe zu, andererseits differenzieren sie sich in Neuroblasten und Spongioblasten (His); erstere werden zu Ganglien-, letztere zu Gliazellen. Um den Zentralkanal bleibt länger eine Zone indifferenter Zellen (Innenplatte), welche nur die Aufgabe haben, durch ihre Vermehrung Zellmaterial für die spätere Differenzierung zu liefern. Zellvermehrung einerseits, Wachstum und Differenzierung dieser Zellen andererseits sind zwei zeitlich getrennte Vorgänge.

Die Entwicklung der Nervenfasern geht von den Neuroblasten aus, indem diese in ihrem Zelleib einen exzentrisch gelegenen, färbbaren Fadenknäuel entwickeln (Fig. 348, *1*), von dem an einer Stelle eine fädige Masse auswächst, die zum Neurit wird; dieser dringt mit einer, offenbar durch amöboide Beweglichkeit unregelmäßig kegelförmigen Verbreiterung, dem sog. Wachstumskegel (*3*) weiter vor. Bei den bi-

polaren Ganglienzellen wächst ein ähnlicher Fortsatz vom entgegengesetzten Zellpol aus (*4*); die Dendrite treten erst später als sekundäre Bildungen auf.

Sobald diese Neuritbildung beginnt, hören die ausschließlich ventrikularen Mitosen auf, und von nun an findet man Mitosen auch entfernt vom Zentralkanal. Die ersten Stütz- oder Gliazellen sind lediglich Ependymzellen, d. h. zylindrische, das Lumen der Ventrikel und des Zentralkanales begrenzende Zellen, welche faserförmige Fortsätze mit zackiger Oberfläche bis an die Oberfläche der Hirn-Rückenmarksanlage senden (Fig. 349).

Diese Fortsätze verästeln sich bald, so daß jede Zelle mit mehreren radiär verlaufenden Ästen die Oberfläche erreicht (Fig. 349, 7), an welcher sämtliche Fortsätze zu

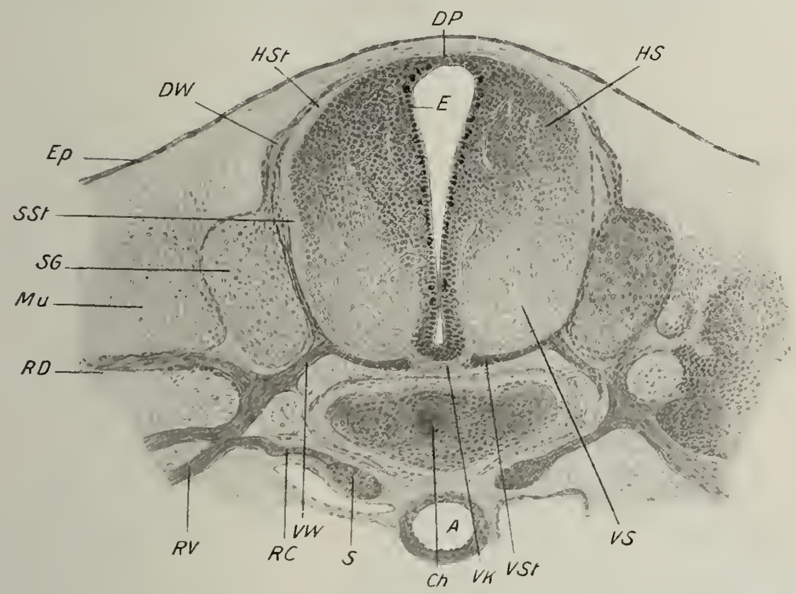


Fig. 350. Querschnitt durch die Rückenmarks- und Ganglienanlage eines 8 mm langen Mäusembryo in der Höhe der Lungenanlagen. Flemmings Gemisch-Safranin. *A* Aorta; *Ch* Chorda dorsalis; *DP* Deckplatte; *DW* dorsale Wurzel; *E* Ependym (mit zahlreichen Mitosen); *Ep* Epidermis; *HS* Anlage der Hintersäule; *HSt* Hinterstrang; *Mu* dorsale Muskulatur; *RC* Ramus communicans; *RD* R. dorsalis; *RV* R. ventralis; *S* Sympathicus; *SG* Spinalganglion; *SSt* Seitenstrang; *VK* vordere Kommissur; *VS* Anlage der Vordersäule; *VSt* Vorderstrang. V. 70.

einer Art Grenzmembran verschmelzen, welche das Rückenmark gegen das umgebende Mesenchym abschließt.

Eine Anzahl von Ependymzellen wird von der Begrenzung des Zentralkanals oder der Ventrikel abgedrängt, rückt in die Tiefe und wird zur Anlage der Astrozyten.

Die peripheren Enden der Stützzellen bilden an der Oberfläche des Rückenmarkes eine gitterartige, kern- und zellfreie Zone. In diese wachsen zunächst die Neurite der hinteren Wurzeln ein, um sich nach dem Eintritt in eine auf- und absteigende Faser zu teilen. Daher sieht man an Querschnitten an dieser Stelle ein linsenförmiges Feld, das aus quergetroffenen Neuriten und Gliafäserchen besteht und als Hinterstranggrundbündel bezeichnet wird.

Die Neuroblasten der Rückenmarksanlage senden auch fibrilläre Neurite aus; in der ventralen Partie verläßt eine Anzahl dieser auswachsenden Neurite als motorische Wurzel (Fig. 347) das Rückenmark, und die zugehörigen Zellen werden zu den motorischen Vorderhornzellen. Ein anderer Teil bleibt innerhalb des Rückenmarkes, und die zugehörigen Zellen werden zu den Strang- und Kommissurenzellen. Be-

sonders an letzteren kann man, da sie in Querschnittsebenen des Rückenmarkes liegen, sehr leicht die vorwachsenden freien Enden der Neurite, die sog. Wachstumskegel (Fig. 349, die zu *d* u. *e* gehörigen Neurite) erkennen, welche mit der Silbermethode von Ramon y Cajal einen fibrillärnetzigen Bau zeigen (Fig. 348, *3*).

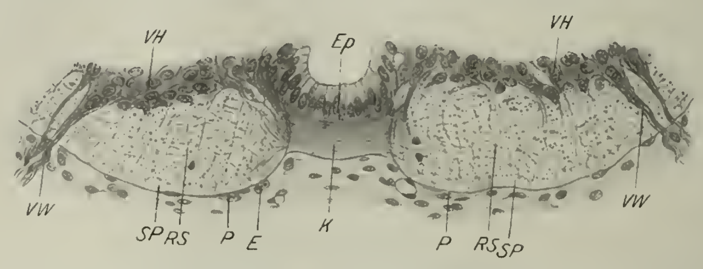


Fig. 351. Der ventrale Abschnitt eines Querschnittes durch das Rückenmark eines 6 mm langen Fledermausembryos. (Gegend der vorderen Extremitäten). *E* Primitive Erythroblasten in einem Gefäß; *Ep* Ependym; *K* ventrale Kommissurenfasern durch die Fortsätze der Ependymzellen querüber laufend; *P* Anlage der Pia; *RS* Randschleier (Vorderstränge); *SP* Subpialraum; *VH* Vorderhörner; *VW* ventrale, austretende Wurzeln. V. 380.

Je mehr Neurite in das Lückenwerk der Randzone einwachsen, desto breiter wird dieser sog. Randschleier, der die Anlage des weißen Markmantels darstellt. Allmählich rücken in diesen, ursprünglich zellosen Randschleier auch Astrozyten vor, so daß er ausschließlich aus den nackten Neuriten, die mit Ausnahme der aus- und eintretenden Wurzeln meist quergetroffen erscheinen, und aus Gliazellen besteht.

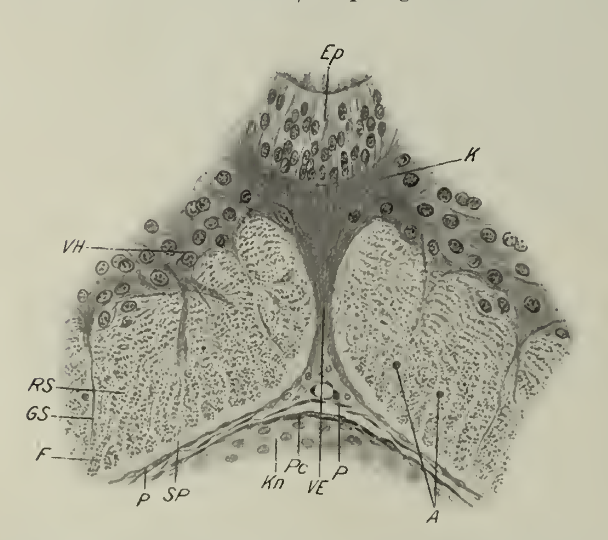


Fig. 352. Die analoge Gegend vom 7 mm langen Fledermausembryo im Querschnitt zeigt die Zunahme der Vorderstrangbündel und die Ausbildung des Septum long. vent. *A* Astrozytenkerne; *F* Vorderstrangfasern im Querschnitt; *GS* Gliaseptum; *Kn* Hyalinknorpel des Wirbelkörpers; *Pc* Perichondrium; *VE* ventraler Ependymkeil. Die übrigen Bezeichnungen und Vergr. wie in Fig. 351.

An der ventralen Fläche grenzt sich jederseits ebenfalls ein linsenförmiges Feld quergetroffener Neurite ab, das sog. Vorderstranggrundbündel.

Die dorsale und ventrale Begrenzung des spaltförmig gewordenen Zentralkanales [die sog. Deck- (Fig. 350) und Bodenplatte (Fig. 351)] besteht lange Zeit nur aus keilförmig zusammengedrängten Ependymzellen, dem sog. dorsalen und ventralen Ependymkeil (Fig. 352). Zwischen den faserförmigen Fortsätzen des letzteren wachsen die Neurite der Kommissurenzellen durch und bilden die Anlage der weißen, vorderen Kommissur.

Beim Auswachsen der ventralen motorischen Wurzeln werden indifferente Bildungszellen aus der lateralen Zone der Vorderhörner mitgenommen und gelangen so in den Spinalnervenstamm und von hier weiter, unter reichlicher mitotischer Vermehrung, medianwärts zu beiden Seiten der Aorta. Sie häufen sich hier an und stellen die Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges (Fig. 350) dar.

Diese Zellen werden größtenteils zu Neuroblasten und können wieder durch Aussendung von Neuriten Bildungszellen weiterschieben in die Wurzeln des Mesenteriums zur Anlage neuer Ganglien (Kohn, Froriep). Bei diesen Zellverschiebungen gelangen auch Zellen an Ort und Stelle, welche nicht zu sympathischen Ganglienzellen werden, sondern die Anlage des chromaffinen Gewebes darstellen.

Außer den Neuroblasten enthalten die spinalen Ganglienanlagen aber auch noch Zellen, welche für die Bildung der Schwannschen Scheiden [sog. Scheidenzellen (Fig. 347, *SZ*)] und des Markes bestimmt sind. Die Neuroblasten der spinalen Ganglien senden bald einen zweiten Fortsatz peripheriewärts (Fig. 348, *4*) und werden dadurch bipolar; die Gesamtheit dieser Fortsätze stellt die sensible Wurzel dar.

Die Vorgänge, durch welche die bipolaren Zellen ihre endgültige scheinbar unipolare Form erhalten, wurden S. 228 besprochen und sind aus Fig. 288 ersichtlich.

Die dorsale Wurzel vereinigt sich mit der ventralen zur gemischten Nervenwurzel; von dieser zweigt ein Bündel in dorsalwärts gekrümmten Bogen als Ramus dorsalis (Fig. 350) zur Versorgung der Rückenmuskulatur, eines ventralwärts für die ventrale Rumpf- und Bauchmuskulatur, der Ramus ventralis, und eines zur Verbindung mit den Sympathikusganglien als Ramus communicans ab.

Diese Nervenanlagen wachsen, mit Ausnahme des Ramus communicans, zunächst überall als zellenlose Neuritbündel (Fig. 353) vor, in welche erst sekundär die Scheidenzellen, die ebenfalls ektodermalen Ursprunges sind, und Bindegewebszellen einwachsen.

Während bei den ventralen Wurzeln die Scheidenzellen aus dem Rückenmark auswandern, gelangen sie in die dorsalen Wurzeln aus den Ganglienanlagen.

Harrison hat zuerst experimentell gezeigt, daß durch Ausschneidung der Ganglienzelleiste bei Froschlarven die Ausbildung der Schwannschen Scheiden unterbleibt.

Prinzipiell übereinstimmend mit den spinalen Wurzeln entwickeln sich auch die Gehirnnerven mit Ausnahme des N. olfactorius und opticus.

Der N. opticus ist eigentlich eine Gehirnkommissur, welche zunächst als



Fig. 353. Gegen die Seitenflosse vorwachsendes und sich teilendes Nervenbündel im Kabelstadium am Längsschnitt. Embryo von Torpedo ocellata, 20 mm lang. *C* zentraler Teil, in den bereits Scheidenzellen eingewachsen sind; *M* umgebendes Mesenchym; *P* peripherer Teil ausschließlich aus Neuriten bestehend; *SZ* aufliegende Scheidenzellen; *T* Scheidenzelle in Teilung. V. 160.



Fig. 354. Die hohle Optikusanlage eines 22 mm langen Embryo von Torpedo ocellata im Querschnitt. *D* dorsale, noch rein epitheliale Wand des N. opticus; *E* Fortsätze der zu Ependymzellen umgewandelten ventralen Wandschicht; *L* Lichtung; *M* umgebendes Mesenchym; *N* Neurite im Querschnitt. V. 500.

hohles Rohr eine becherförmige Ausstülpung des Gehirnes — die Anlage der Retina — mit dem Boden des Zwischenhirnes verbindet. Die radiär gestellten Zellen dieser hohlen Optikusanlage (Fig. 354), besonders die basalen, entwickeln Fortsätze, ähnlich wie die Ependymzellen. Die Ganglienzellen der Retina senden nun ihre Neurite längs dieses hohlen Stieles, und zwar zwischen den Fortsätzen der ependymartigen Zellen hindurch, in das Gehirn, so daß der Optikus in diesen früheren Stadien am Querschnitt einem Medullarrohr mit einseitigem Randschleier ähnlich ist. Schließlich wandeln sich sämtliche Zellen der Optikusanlage in Gliazellen um, wodurch auch das Lumen verschwindet.

Sekundär wachsen erst Gefäße und mit ihnen Bindegewebe in den N. opticus ein, welches ihn in Bündel zerteilt. Innerhalb der Bündel und an der Oberfläche bleibt die Glia erhalten, und die Fasern entbehren daher auch der Schwannschen Scheide.

Eigentümlich ist auch die Entwicklung des N. olfactorius. Im Epithel der Riechgrube, die sich ganz unabhängig vom Zentralnervensystem als eine Verdickung des oberen Keimblattes, resp. des Hornblattes, anlegt, entwickelt sich ein Teil der Zellen zu Neuroblasten, die ihre Neurite zentralwärts zum Bulbus olfactorius senden und so sekundär mit dem Gehirn in Verbindung treten. Etwas Analoges kommt bei Wirbellosen noch anderwärts an Hautsinnesorganen vor. Alle anderen Sinnesorgane besitzen Sinneszellen, die nicht Ganglienzellen sind und von zentrifugalen Nerven versorgt werden.

Die hier gegebene Darstellung von der Anlage des gesamten Nervensystems, die sog. Auswachsungstheorie, wird nicht allgemein anerkannt. Besonders Hensen (1903) hat es geradezu als Mystizismus und unverständlich bezeichnet, daß die frei auswachsenden Nervenfasern immer den richtigen Weg einschlagen und an ihren Bestimmungsort gelangen sollten. Um dieser Schwierigkeit zu begegnen, haben Hensen und seine Anhänger angenommen, daß der Nerv von vornherein protoplasmatisch durch eine Zellkette mit seinem Endapparat verbunden ist; in dieser plasmatischen Wachstumsbahn sollten die Nerven vom Zentrum aus von Stelle zu Stelle, nach Art der Bindegewebs- oder Muskelfibrillen entstehen. Aber schon die Feststellung der Natur dieser Wachstumsbahn bietet für die »Zellkettentheorie« große Schwierigkeiten. Nach Held (1909) sollen es einmal plasmatische Fasern (Plasmodesmen) sein, welche zwischen den ursprünglichen epitheloiden Organanlagen ein verbindendes Netzwerk bilden, dann wieder das Mesenchym und endlich die aus den Zentralorganen oder aus den Ganglienanlagen auswachsenden Scheidenzellen, welche die Leitbahnen für die vorwachsenden Nerven herstellen.

An dem freien Auswachsen der Neurite kann aber heute nicht mehr gezweifelt werden, da es auch experimentell mannigfach festgestellt ist.

Man darf nur nicht an den fertigen Organismus denken, sondern muß die embryonalen Verhältnisse ins Auge fassen, während welcher die Entfernungen zwischen Zentralnervensystem und den Teilen, die innerviert werden sollen, sehr geringe sind. So liegt z. B. die Ganglienanlage ursprünglich dicht am dorsalen Teile des Medullarrohres, so daß die auswachsenden Neurite leicht in dieses hineingelangen können. Ebenso gelangen die herauswachsenden Neurite der ventralen Wurzeln sofort in die Ursegmente, aus denen sich Wirbel, Muskeln und Haut entwickeln. Es sind also niemals weite Strecken zu durchlaufen, damit die Nerven an Ort und Stelle gelangen, und die weitere Entwicklung geht eben Hand in Hand mit der des ganzen anderen Organismus.

Die erste Anlage des gesamten Nervensystems besteht also aus nackten Neuriten und den zugehörigen Zellen, zwischen denen im Zentralorgan Gliazellen, in der Peripherie die Scheidenzellen gefunden werden.

Die Bildung der Schwannschen Scheide und des Markes sind sekundäre Vorgänge; erstere wird von den Scheidenzellen geliefert, daher unterbleibt ihre Bildung in den Zentralorganen.

Die Markscheide kann nur entweder von den Neuriten selbst oder einerseits von den Gliazellen, andererseits von den Scheidenzellen geliefert werden. Solange man letztere für bindegewebigen Ursprungs hielt, neigte man mehr der Ansicht zu, daß die Neurite selbst es seien, welche die Markscheide erzeugen. Seit aber festgestellt ist, daß Scheiden- und Gliazellen Abkömmlinge derselben Anlage sind, hätte auch die zweite Annahme nichts Überraschendes.

Das Auftreten des Markes erfolgt verhältnismäßig spät, zu einer Zeit, wo in den Randschleier, die zukünftige weiße Substanz, auch schon Gliazellen hinausgerückt sind.

Die Markbildung erfolgt in ganz bestimmten Bahnen, aber nicht kontinuierlich, indem Strecken, die schon Mark besitzen, mit marklosen abwechseln können.

Die Tatsache, daß in den Zentralorganen die Markbildung ganz gesetzmäßig zu gewissen Zeiten an bestimmten Faserbündeln auftritt, hat Flechsig zur Verfolgung der »Bahnen« oder Faserung des Rückenmarkes verwendet. Zuerst werden markhaltig die Keilstränge — beim menschlichen Embryo von 25 cm Länge (5. Monat) —, dann einige Anteile der Vorderstränge im oberen Halsmark und in der Medulla im hinteren Längsbündel. Dann bei 30—35 cm langen Embryonen der Nervus oculomotorius, facialis und acusticus. Dann folgen die äußeren Teile der Vorderstränge im unteren Hals-, Dorsal- und Lendenmark. Im allgemeinen eilt die Markbildung in den Vordersträngen (Fig. 355) jener in den Hintersträngen voraus.

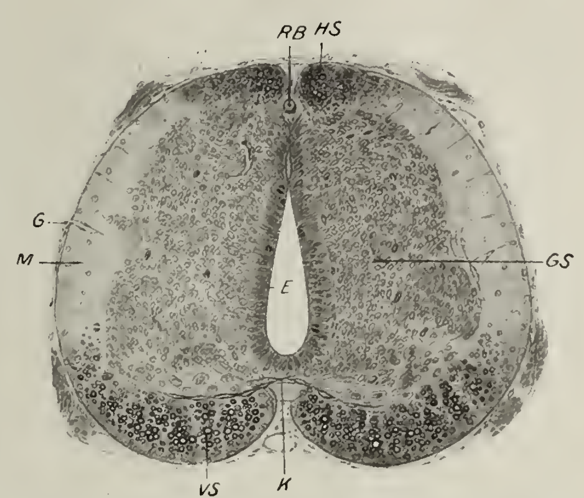


Fig. 355. Rückenmark einer noch fußlosen Froschlarve (Rana tempporaria) am Querschnitt. Flemmings Gemisch. Markentwicklung. *E* Ependym; *G* aus der Pia eindringendes Gefäß; *GS* Anlage der grauen Substanz; *HS* Hinterstrang; *K* Kommissurenfasern; *M* Anlage der weißen Rindensubstanz; *RB* eine Rohon-Beardsche Zelle; *VS* Vorderstränge. V. 80.

Die Faserung im Großhirn wird sehr spät markhaltig, so daß zur Zeit der Geburt die Fasermassen in den Hemisphären und die Pyramidenbahnen im Rückenmark noch marklos sind.

Degeneration und Regeneration der Nerven.

In anscheinend ganz normalen Nerven kann man einzelne Fasern finden, welche auch bei sorgfältigster Präparation Zeichen von Degeneration zeigen (S. Mayer). Ihr Mark erscheint in kleine Abteilungen, Segmente (Fig. 268, *B*), zerfallen, deren Grenzen die Schmidt-Lantermanschen Inzisuren bilden; da letztere nicht an allen Nervenfasern vorkommen, sind sie, wie schon erwähnt, möglicherweise überhaupt Zeichen eines beginnenden Markzerfalles. Weiterhin wandeln sich diese Marksegmente in Tropfen um, erfahren gleichzeitig eine chemische Umwandlung in Fett und werden schließlich samt dem Axon resorbiert, so daß nur die Schwannsche Scheide übrig bleibt.

Es gehen also auch bei der Entwicklung der Nerven Rückbildungsvorgänge (Neurolyse) Hand in Hand mit der Entwicklung, und sie dürfen nicht für etwas Pathologisches gehalten werden. Sie sind vielmehr in Analogie mit der Resorption des Knochengewebes und mit der Sarkolyse zu setzen.

Trennt man einen Nerven (oder eine zentrale Leitungsbahn) von den zugehörigen Ganglienzellen durch einen Schnitt und verhindert die Enden an der sofortigen Vereinigung, (welche die Leitungsfähigkeit in kurzer Zeit wieder herstellen kann), so tritt stets Degeneration des peripheren Teiles ein. Der mit den Zellen in Zusammenhang bleibende zentrale Teil bleibt, bis auf eine kurze Strecke an der Verletzungsstelle,

erhalten, und von ihm aus geht nach längerer Zeit eine mehr oder weniger vollständige Regeneration vor sich (Gesetz von Waller, 1852).

Dabei tritt sogar eine Wucherung der Schwannschen Kerne und der Bindegewebszellen unter reichlicher Mitose im peripheren Stumpfe auf, wodurch ein Leitband für die vom zentralen Stumpfe auswachsenden Neurite gebildet wird. Diese wachsen so in die alte Bahn hinein, ja geraten oft sogar in die alten Schwannschen Scheiden. Dies hat man im Sinne der Kettentheorie als Regeneration in loco deuten wollen (Bethe, 1907) besonders auch den Umstand, daß beim Ausschneiden so langer Nervenstücke, daß eine Regeneration nicht eintreten konnte, dennoch die Beweglichkeit der versorgten Muskeln nach längerer Zeit wieder hergestellt wurde. Dies findet aber durch die Tatsache der »Anastomosen« der Nerven seine Erklärung.

Die vom zentralen Stumpf vorwachsenden Axone teilen sich massenhaft und dringen mit keulenartigen Verdickungen (Wachstumskeulen) vor. Sie können auch Kollateralen abgeben und sich aufwinden. Letzteres ist besonders der Fall, wenn die austretenden Axone nicht in die richtige Bahn gelangen. Dann entstehen Faserknäuel, kolbige Anschwellungen (Neurome), in denen sich die Axone vielfach aufwinden und Seitensprossen mit kolbigen Enden treiben, welche die bindegewebige Hülle nicht durchbrechen können (Perroncito).

Auch die zu den durchschnittenen Axonen gehörigen Zellen zeigen Veränderungen; diese sind am besten an den zentralen Ganglienzellen (Hypoglossuskern; Marinesco, Van Gehuchten) studiert. Sie verlieren ihr Tigroid (Tigrolyse); die Zellen werden von den in Lösung gehenden Schollen, die früher in Körner zerfallen, durchtränkt und dadurch der ganze Zelleib stark färbbar, etwas gequollen. Während der Regeneration am zentralen Teile tritt das Tigroid wieder auf, doch erfordert es lange Zeit, bis die Zellen wieder ihre normale Struktur zeigen.

Alle diese Erfahrungen sind beweisend für das Auswachsen der Axone und für die unmittelbare Abhängigkeit der Nervenfaser von der Ganglienzelle.

Zur Verfolgung der degenerierenden Bahnen im Zentralnervensystem hat Marchi eine Methode angegeben, bei welcher sich degenerierte Markteile schwarz färben, normale fast ungefärbt bleiben. Dies beruht darauf, daß Lezithin durch die Chrombeize die Fähigkeit verliert, Osmiumsäure zu reduzieren, Fett sie behält.

Entwicklung der Gefäße im Zentralnervensystem. Die Anlage von Gehirn und Rückenmark ist zunächst vollkommen gefäßlos (Fig. 346, 347). Erst sekundär wuchern Gefäße und mit ihnen auch spärliches Bindegewebe ein; beide bleiben aber durch Glia vom nervösen Gewebe getrennt.

Nicht überall geht die ursprüngliche Anlage in Gehirnmasse über; an den Plexus chorioidei bleibt der ursprüngliche, epitheliale Charakter zeitlebens gewahrt, indem die Zellen als dünne, einschichtige Überzüge auf der einwuchernden Pia, welche das gefäßreiche Stroma der Plexus bildet, erhalten bleiben. Plexusepithel und Ependym sind sich ursprünglich ähnlich, differenzieren sich aber bald in verschiedener Richtung; ersteres nimmt den Charakter eines Drüsenepithels an.

Die kubischen Zellen besitzen zu kurzen Fortsätzen ausgezogene Kanten und Ecken, zeigen sehr enge Beziehungen zu den unterliegenden Gefäßen und lassen neben ausgesprochenen Plastosomen und Plastokonten verschiedene Stadien der Sekretbereitung (Granula, Vakuolen) erkennen. Außerdem können sie Tröpfchen fettartiger Substanz, Glykogen, Pigment, auch Kalkkörnchen enthalten. Sie sondern den Liquor cerebrospinalis ab.

Die Ependymzellen können zeitlebens flimmernde Zellen mit langen basalen Fortsätzen bleiben und besitzen wahrscheinlich auch eine andere Funktion. Über das eigentümliche Verhalten des Ependyms im Bereiche der Commissura post. siehe S. 320.

III. Die spezielle Gewebelehre oder Histologie der Organe.

Das Blutgefäßsystem.

Sämtliche Blutgefäße sind in ihrer ersten Anlage einfache Röhren, welche nur aus einer Lage platter Epithel-(Endothel-)zellen und aus einem feinsten Häutchen, das dem Endothelrohr anliegt, bestehen.

Dieser primitive Zustand ist im erwachsenen Organismus noch in den Kapillaren erhalten; diese (Fig. 356) bestehen demnach aus einer inneren Zellhaut und einer äußeren strukturlosen Grundhaut, während Arterien und Venen sehr komplizierte Wandungen aufweisen.

Ursprünglich hielt man die Kapillaren für einfache Röhren mit in die Wandung eingestreuten Kernen. Diesen Eindruck machen auch am Lebenden oder frisch untersuchte Kapillaren, wie man sie in der Nickhaut oder dem Mesenterium des Frosches oder im Schwanze von Amphibienlarven leicht beobachten kann. Die Kerne erscheinen allerdings nur als Verdickungen der anscheinend strukturlosen Wand und werden erst bei Essigsäurezusatz als solche erkenntlich.

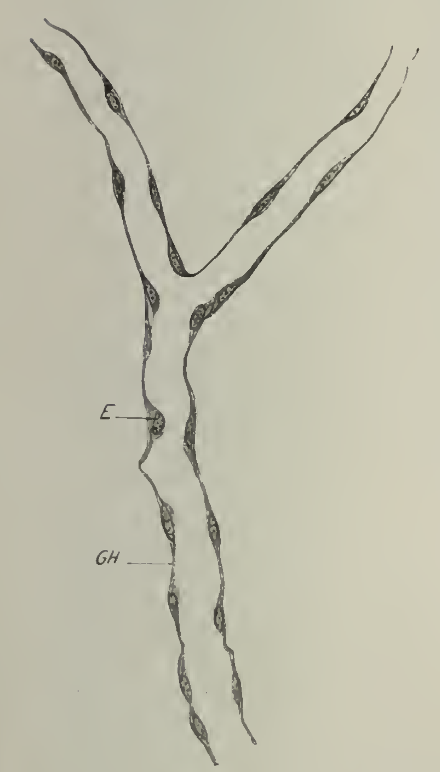


Fig. 356. Kapillare aus der weichen Hirnhaut einer Neunaugenlarve (Ammocoetes). Müllers Flüss. *E* Endothel; *GH* Grundhäutchen. V. 500.



Fig. 357. Kapillaren aus dem Schwanze einer Froschlarve, versilbert. Grenzen und Kerne der Endothelzellen sichtbar. V. 350. (Nach Kölliker.)

Obwohl schon Schwann die Kapillaren aus der Verschmelzung hohler Zellen hervorgehen ließ, erkannte man die zellige Zusammensetzung erst, als man die Silber-

methode (am besten Injektion einer Silbernitrat enthaltenden Leimlösung) anwendete. Sie läßt erkennen, daß die Kapillarwand aus platten, in der Richtung des Gefäßes verlängerten, weich-protoplasmatischen Zellen gebildet wird, welche durch Interzellularbrücken verbunden sind (Fig. 357).

Die Interzellularsubstanz ist weich, halbflüssig und auch für körperliche Elemente, z. B. bei der Diapedese für rote Blutkörperchen durchdringbar. Diese Kittsubstanz schwärzt sich bei der Silberbehandlung, läßt aber farblose Lücken erkennen, die man vielfach als präformierte Stomata gedeutet hat. Es handelt sich aber sicher nur um vorübergehende Ausweitungen der Interzellularlücken.

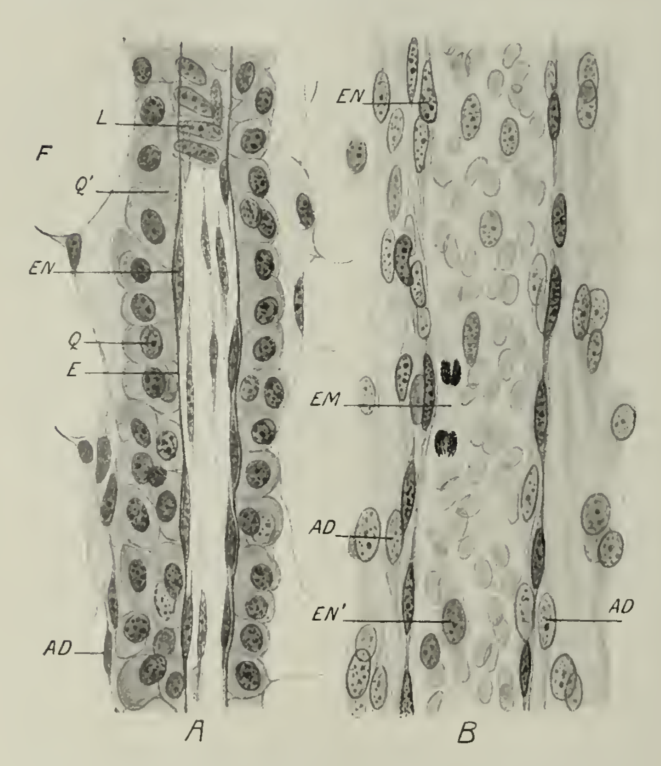


Fig. 358. *A* Eine kleine Arterie am Längsschnitt. Aus dem Knochenmark eines amputierten Fingers vom 10jährigen Mädchen. Alk. Form. Delafields Häm.-Eos. *B* Eine kleine Vene aus dem Mesenterium eines jungen Meerschweinchens. Sublimat-Kochsalz. *AD* Adventitielle Zellen; *E* Elastica int.; *EM* Endothelzelle in Mitose; *EN* Endothelzellen; *EN'* von der Fläche; *F* Fettzelle; *L* zirkuläre Muskeln längsgetroffen; *Q* quer, *Q'* ein kernloser Durchschnitt. V. 740.

Die Kapillaren mancher Organe, wie z. B. die der Skelettmuskeln, besonders aber die des Zentralnervensystems, lassen sich dank dem umgebenden Häutchen sehr leicht isolieren.

Meist sind sie aber nicht isolierbar; es legen sich die umgebenden Bindegewebszellen dicht an sie an und bilden eine Adventitia capillaris, so z. B. im retikulären Gewebe.

Nicht alle Kapillaren haben den geschilderten zelligen Bau; einige entsprechen der alten Vorstellung eines kernhaltigen Rohres. So die Kapillaren in der Hyaloidea vom Frosch, welche die Gefäße der gefäßlosen (anangischen) Netzhaut ersetzen müssen. Weiter die der Malpighischen Gefäßknäuel in der Niere, der Chorio-capillaris des Auges und die Leberkapillaren.

In allen diesen Fällen gelingt es nicht, mit der Silbermethode Zellgrenzen nachzuweisen. Diese Befunde erklären sich zum Teil entwicklungsgeschichtlich, da die Kapillaren aus zunächst soliden, dann hohl werdenden Protoplasmasprossen entstehen, die erst sekundär zellig zerfallen.

Die Zellen der Kapillarwände sind im Leben reizbare Gebilde und besitzen sicher eine viel wichtigere Funktion, als lediglich der Innenwand als Schutz zu dienen. Man kann durch elektrische Entladungsschläge Veränderungen an den Zellen hervorrufen (Stricker); es treten Verdickungen auf, welche die Lichtung der Kapillaren ganz verlegen können (Golubew) und nur sehr langsam zurückgehen, so daß man sie nicht direkt der Kontraktion einer Muskelzelle vergleichen kann[1]).

1) Vielleicht ist das gelegentlich beobachtete Vorkommen kubischer Endothelzellen (z. B. im Uterus der Fledermaus) auf diese Kontraktilität zurückzuführen.

Anch eine sekretorische Tätigkeit dieser Zellen ist zwar nicht nachgewiesen, aber nicht unwahrscheinlich.

Andererseits sind aber von manchen Autoren (Rouget, S. Mayer) mit Bestimmtheit ästige Mnskelzellen an der Oberfläche der Kapillaren beschrieben worden, deren Kern in der Längsrichtung des Rohres gelegen ist, während die fadenförmigen Ausläufer des Zellkörpers letzteres wie Faßreifen umspannen.

Tatsächlich ist das lange bekannte Vorkommen feinster, knopfförmiger Nervenenden an den Kapillaren nur verständlich, wenn man das Vorhandensein kontraktiler Elemente annimmt, seien diese nun protoplasmatische Zellen der Innenwand oder wirkliche uskelzellen.

Der Durchmesser der feinsten Kapillaren ist nicht viel größer als der eines roten Blutkörperchens (8—9 μ), doch gibt es auch viel weitere Kapillaren, wie z. B. in der Leber oder Choriocapillaris.

Die präkapillaren Arterien lassen das Grundhäutchen, welches bei den Kapillaren kaum direkt nachweisbar ist, schon deutlich erkennen; weiter legen sich ihm gegen die stärkeren Äste hin einzelne, spindelförmige Muskelzellen in zirknlärer Anordnung an, die bei den kleinsten Arterien eine geschlossene Lage bilden (Fig. 358, *A*). Nach außen davon folgt dann eine Schichte besonderer Bindegewebszellen, so daß man bereits drei Lagen unterscheiden kann, die als Tunica intima (Endothel und Grundhaut), media (die Muskelfasern) und externa oder adventitia (das Bindegewebe) bezeichnet worden sind. Diese drei Schichten finden sich an allen größeren Blutgefäßen, doch zeigt ihre Mächtigkeit nnd feinere Zusammensetzung bei den Arterien hauptsächlich je nach der Größe, bei den Venen je nach Art und Örtlichkeit des Gefäßes beträchtliche Verschiedenheiten.

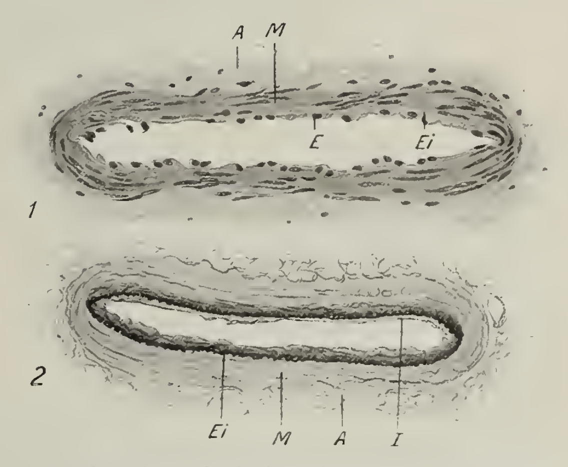


Fig. 359. Querschnitte durch die (plattgedrückte) Arteria centralis retinae vom Menschen. Müllers Flüssigkeit, dann Formalin. *1* Mit Hämalaun-Eosin, *2* mit saurem Orceïn gefärbt. *A* Adventitia; *E* Endothel; *Ei* Elastica interna (in *2* in schräger Aufsicht); *I* Intima; *M* Muscularis. V. 160.

Bei den kleineren Arterien (Art. centralis retinae (Fig. 359) bis zum Kaliber der A. supraorbitalis) wird die Grnndhaut zur Tunica elastica intima und nimmt den Charakter einer gefensterten Membran an. Diese erscheint an Querschnitten meist stark gefaltet, das Lumen der Arterie meist blutleer. In der Längsansicht lassen solche kleine Arterien am frischen Isolationspräparat die Elastika in Gestalt zweier stark lichtbrechender Längsstreifen erkennen, welche eine ebenfalls längsstreifige Innenzone begrenzen. Es handelt sich aber nicht um Längsfasern, sondern um die Längsfalten des elastischen Häutchens. Die Media besteht aus mehreren Lagen ringförmig angeordneter, glatter Muskelzellen, die am frischen Präparat bei hoher Einstellung eine zarte Querstreifung bewirken, zwischen denen zarte Bindegewebshäutchen (Membranellen) und spärliche elastische Fasern vorkommen. Die Externa besteht aus Bündelchen leimgebender Fibrillen und vorwiegend in der Längsrichtung verlaufenden elastischen Fasern.

Bei den mittelgroßen Arterien [A. radialis Fig. 363), brachialis, femoralis] liegt die elastische Innenhaut nicht mehr direkt dem Endothel an, sondern auf letzteres

(Fig. 360) folgt zunächst eine Lage längs verlaufender, feinster elastischer Fäserchen (Fig. 361), zwischen denen eine Substanz nachweisbar ist, die sich färberisch wie leimgebendes Bindegewebe verhält, ohne jedoch fibrillärer Natur zu sein. Die elastische Innenhaut kann manchmal auch gespalten sein, so daß sie stellenweise verdoppelt

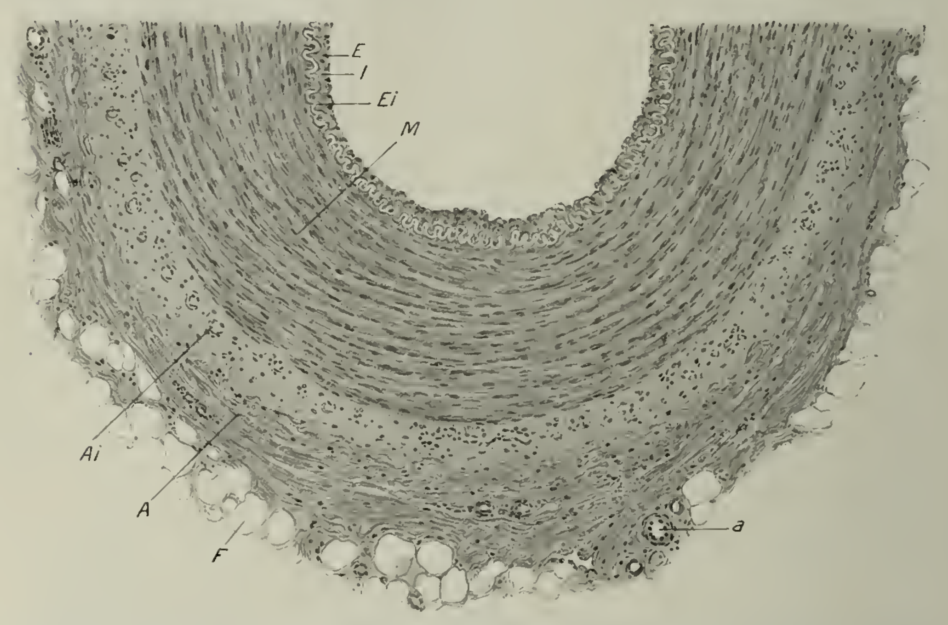


Fig. 360. Halber Querschnitt durch eine Arteria digitalis volaris vom Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. *A* Adventitia; *Ai* innere Lage dieser mit reichen Vasa vasorum; *E* Endothel; *Ei* Elastica intima; *I* Intima; *M* Muscularis (Media); *F* Fettgewebe; *a* kleine Arterie im Querschnitt. V. 80.

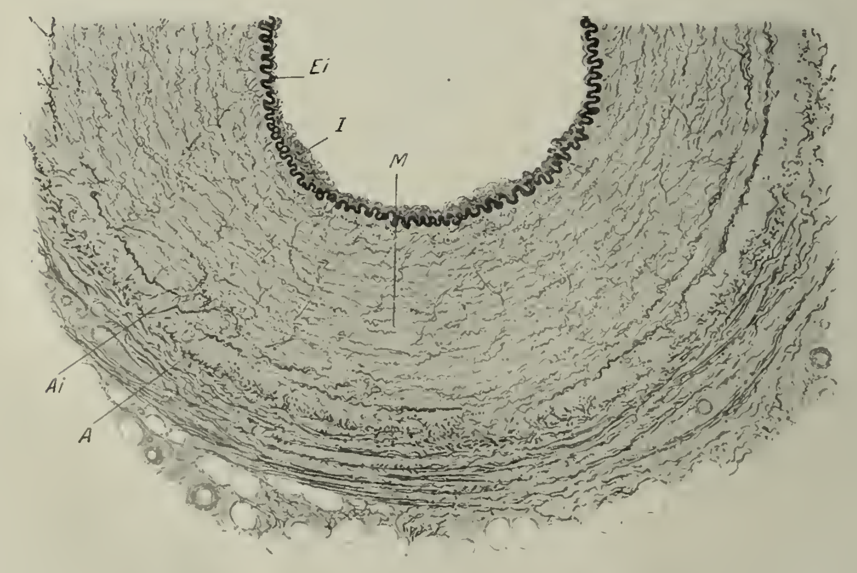


Fig. 361. Ein analoger Querschnitt mit saurem Orceïn gefärbt. Elastisches Gewebe. Bezeichnung und Vergrößerung wie in Fig. 360.

erscheint (Fig. 362). In der mächtigen Media sind elastische Elemente reichlicher; sie können eine verschiedene, für manche Arterien charakteristische Anordnung zeigen. So finden sich in den meisten dieser Arterien mit stärkerer Muskelhaut radiär verlaufende, elastische Fasern, die entweder die ganze Muskelschicht oder nur Teile



Fig. 362. Von einem Querschnitt durch eine Mesenterialarterie des Hingerichteten. Pikrinsublimat, saures Orceïn. *A* Adventitia; *Ex* Elastica externa (Henle); *G* sog. Gabelfasern; *I* Elastica intima, hier in zwei Blätter gespalten; *M* Media (Muscularis); *R* Radiärfasern. V. 110.

davon durchsetzen (Fig. 361, 364). In der Art. lienalis finden sich deutlich ausgeprägte sog. Bogen- oder Girlandenfasern (Bonnet), welche mit ihren beiden Enden an der elastischen Innenhaut ansitzen und im Bogen, der aber nur in der Systole deutlich ist, nach außen ziehen. Manchmal spalten sich stärkere Radiärfasern und ziehen gegabelt (Gabelfasern) an die Elastica int., wie z. B. bei der A. renalis, mesenterica u. a. (Fig. 362). Auch einzelne elastische Häute von geringerer Ausdehnung können in der Media vorkommen und am Querschnitt dicke, wellige elastische Fasern vortäuschen.

Besonders finden sich aber längsverlaufende, elastische Fasern in großer Zahl an der Grenze zwischen Media und Externa, so daß sie hier eine eigene Lage, die sog. Ela-

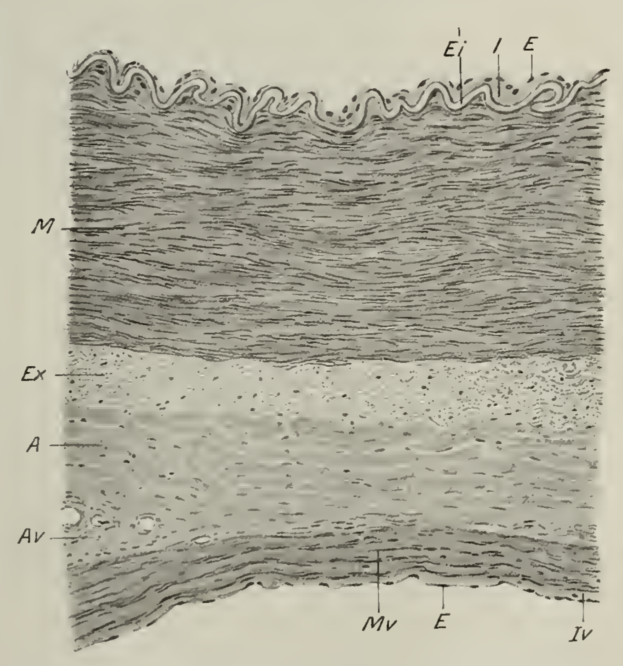


Fig. 363. Teil eines Querschnittes durch die Arteria und eine Vena radialis von einer 30 jährigen Frau. Sublimat-Eisessig, Häm.-Eos. *A* Adventitia der Arterie in die der Vene *Av* übergehend; *E* Endothel; *E* Elastica intima; *Ex* Elastica externa; *I* Intima der Arterie; *Iv* Intima der Vene; *M* Media der Arterie; *Mv* Media der Vene. V. 110.

stica externa von Henle bilden. Eine solche kommt schon bei den Ästen der A. mammaria int. vor, fehlt dagegen den Arterien des Zentralnervensystems und den muskelstarken Digitalarterien (Fig. 361).

Während bisher die muskulöse Media am meisten in den Vordergrund trat, so daß man diese Gefäße als Arterien von muskulösem Typus (Ranvier) bezeichnen kann, tritt bei den größten Arterien (Aorta und ihren Hauptästen, A. vertebralis und iliaca) das elastische Gewebe in den Vordergrund.

Diese Arterien von elastischem Typus erscheinen schon makroskopisch gelb, wachsartig, gegenüber den grau-rötlichen von muskulösem Typus. Die Lage, welche



Fig. 364. Querschnitt durch die Arteria radialis einer 30 jährigen Frau. Sublimat-Eisessig, saures Orceïn. *Ad* Adventitia; *Ei* Elastica intima; *Ex* Elastica externa (Henle); *J* elastische Längsfasern der Intima; *M* Elasticomuscularis (Media). V. 110. (v. E.)

hier auf das Endothel folgt (Fig. 365, *a*), besteht wieder aus einer Längsschichte elastischer Fäserchen, die zu den dünnsten gehören und Netze bilden, zwischen denen sich wieder eine nicht fibrilläre Masse findet, die sich aber färberisch wie Kollagen verhält. Diese ganze Schichte ist aber viel dicker geworden und enthält außerdem teils sternförmige, anastomosierende, teils spindelförmige Zellen (Langhanssche Zellen), welche an Isolationspräparaten, der frischen Aorta (Fig. 366, *2*) z. B., nur sichtbar sind, wenn sie Fettröpfchen enthalten, was beim Menschen nicht selten der Fall ist. Endlich kann diese Schicht auch spärlich glatte Muskelzellen enthalten.

Eine M. elastica intima fehlt; dagegen findet sich ein Flechtwerk etwas stärkerer elastischer Fasern mit Bindegewebe, welches eine innere Ring- (Fig. 365, *b*) und eine äußere Längsanordnung erkennen läßt.

Nun folgen in großer Anzahl elastische Häute, die teils netzförmige, teils gefensterte, auch durchlöcherte (Fig. 366, *4*) oder streckenweise ganz solide Platten mit (*3*) oder ohne rippenförmige Auflagerungen darstellen, aber nicht ringsum gleichmäßig verlaufen. Die Anzahl dieser elastischen Platten beträgt beim Menschen in der Aorta 40—50. Sie werden untereinander durch einzelne zartere elastische Fasern oder Netze von solchen verbunden, zwischen denen sich glatte Muskelzellen finden. Diese (Fig. 366, *1*)

sind sehr kurz, meist verästelt und zu wirklichen Netzen verbunden. Ihr Verlauf ist nicht rein zirkulär, sondern sie durchflechten sich in spiraligen Zügen.

Zwischen Muskeln und elastischem Gewebe findet sich ein spärliches Bindegewebe.

Die Adventitia der Aorta besteht aus lockerem Bindegewebe mit eingelagerten Fettzellen und reichlichen, stärkeren elastischen Fasern, die vorwiegend längs verlaufen. Auch enthält sie die ernährenden Gefäße, die Vasa vasorum (Fig. 365), welche von da in die äußeren Schichten der Wand eindringen.

Endlich finden sich in der Externa der Aorta, dann aber auch in der schwächerer Arterien, der A. coronaria, lienalis, renalis, mesenterica, dorsalis penis, auch längs verlaufende Muskelbündelchen, besonders dort, wo Äste abgehen.

Ausnahmsweise finden sich auch Längsmuskelbündel nach innen von der Ringmuskelschichte; so besonders in den A. umbilicales, neben äußeren Längsmuskeln, wo sie eine besondere Bedeutung für den Verschluß der Arterien bei der Geburt haben. Sie bilden klappenartige Längswülste. Solche finden sich auch in der A. dorsalis penis.

Ähnliche Verschlußvorrichtungen finden sich da und dort auch an kleineren Arterien; so kommen an beschränkten Stellen innere Längsmuskeln in den A. helicinae der Schwellkörper vor, die direkt in die Bluträume des kavernösen Gewebes einmünden. Weiter in den Ästen der Schilddrüsenarterien (Fig. 399), an den direkten Übergängen von Arterien in Venen (Fig. 374), wie sie an den Extremitäten in der Gegend der Fingerspitzen, in der Niere, der Milz, bei Tieren auch in der Schwanzspitze, in der Schnauze, im äußeren Ohr und a. a. O. vorkommen.

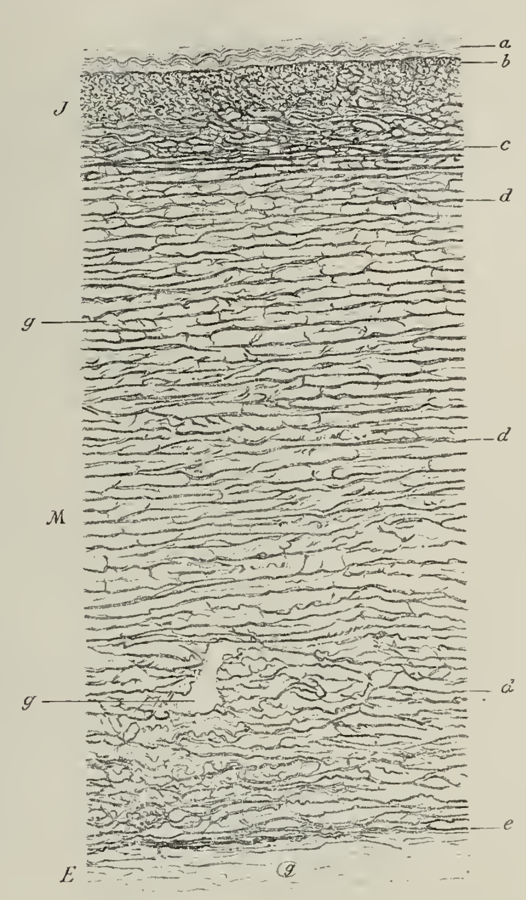
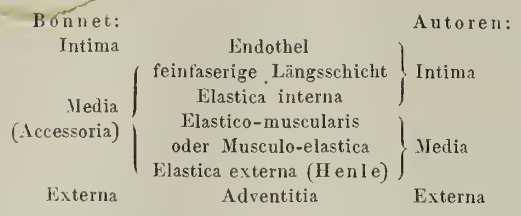


Fig. 365. Längsschnitt durch die hintere Wand der Aorta descendens von einem 30 jähr. Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. Orcein. *E* Tunica externa; *J* T. intima; *M* T. media; *a* feinstreifige Lage der Intima; *b* innerste, *c* äußerste Lage der Elastica interna; *d d* elastische Platten der Media, dazwischen, lichtgrau, die Muskeln samt elastischen Fasern und Bindegewebe; *e* elastische Fasernetze und Platten an der äußeren Grenze der Media; *g* Vasa vasorum. V. 85. (v. E.)

Die hier gegebene Einteilung der Arterienwand ist die bisher gebräuchliche. Bonnet hat versucht, auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Überlegungen an ihre Stelle eine andere zu setzen, indem er als Intima ausschließlich das Endothelhäutchen bezeichnet, während er die feinfaserige Längsschicht, Elastica interna, Musculo-elastica oder Elastico-muscularis und die Elastica externa als Accessoria (media) bezeichnet.

Diese Einteilung hätte den Vorzug, die schwankende Zurechnung von Muskelzügen bald zur Intima, bald zur Media oder Externa, die besonders bei den Venen in Frage kommt, überflüssig zu machen.

Übersichtlich gestalten sich beide Einteilungen wie folgt:



Bonnet:		Autoren:
Intima	Endothel	Intima
Media (Accessoria)	feinfaserige Längsschicht	Intima
Media (Accessoria)	Elastica interna	Intima
Media (Accessoria)	Elastico-muscularis oder Musculo-elastica	Media
Media (Accessoria)	Elastica externa (Henle)	Media
Externa	Adventitia	Externa

Die Arterien zeigen an der Leiche stets eine reiche Längsfaltung ihrer elastischen Innenhaut, bedingt durch die Kontraktion der Ringmuskelhaut, welche selbst nichts

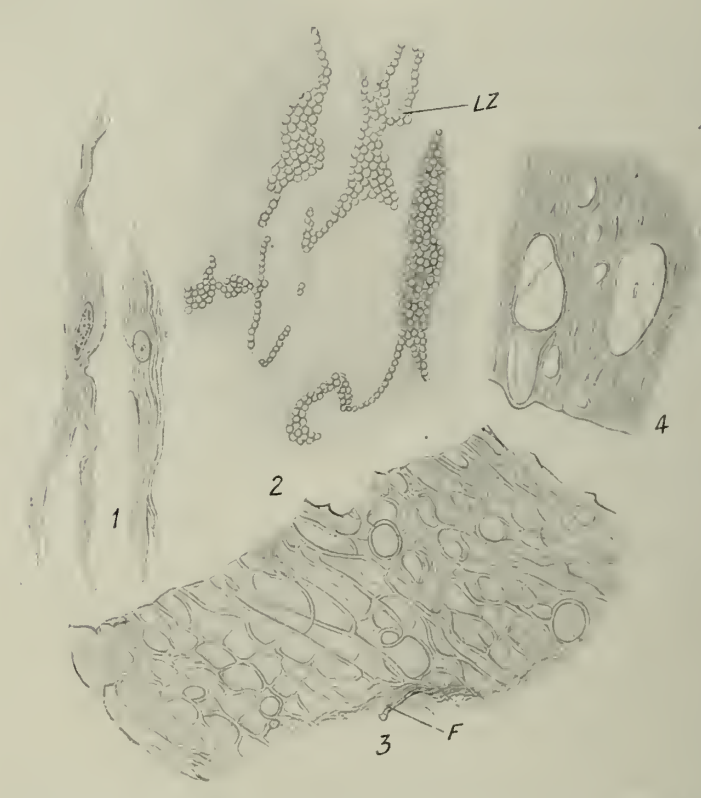


Fig. 366. Frisch durch Zerzupfen isolierte Elemente aus der menschlichen Aorta. *1* Glatte Muskelzellen. *2* Die feinstreifige Lage der Intima mit Langhansschen Zellen *LZ*, die sichtbar sind, weil sie (pathologischerweise) Fett[1]) enthalten. *3* Eine gefensterte Netzfaserplatte, an der bei *F* eine elastische Faser entspringt. *4* Stück einer durchlöcherten elastischen Platte. V. 500.

von dieser Faltung erkennen läßt; wohl aber findet man nicht selten die Kerne der Muskelschicht, besonders der inneren Lagen, geschlängelt, passiv in Biegungen gelegt.

Durch den Blutstrom sind die Arterien auch der Länge nach gedehnt, so daß sie sich im Tode verkürzen. Die glatten Muskelfasern, welche sich in jedem Stadium des Kontraktionszustandes in

1) Diese Fetttröpfchen werden beim Zerzupfen der frischen Aorta häufig frei und schwimmen dann an der Oberfläche der Kochsalzlösung, sind also bei hoher Einstellung sichtbar. Dadurch unterscheidet man sie leicht von den ebenfalls oft zur Beobachtung kommenden Kalkkörnchen, die bei tiefer Einstellung sichtbar werden und eine lebhaftere Molekularbewegung zeigen.

der Gleichgewichtslage befinden, ändern unter dem Einfluß von Nervenreizen ihre Länge. Die Vasodilatatoren können eine Verlängerung der Fasern und damit eine Erweiterung der Gefäße bewirken.

Die Venen besitzen sehr wechselnde Verhältnisse in der Schichtung ihrer Wandung, besonders der Muskulatur. Diese Unterschiede hängen nicht mit dem Kaliber, sondern mit der verschiedenen funktionellen Beanspruchung zusammen.

Die kleinsten Venen besitzen noch den Bau der Kapillaren; etwas stärkere [30—40 μ dicke (Fig. 358, *B*), unter Umständen auch dickere] erhalten bindegewebige Wände mit elastischen Fasern (Fig. 367), und erst an noch stärkeren treten verstreute, mehr geflechtartig und nicht in geschlossenen Lagen angeordnete Muskelfasern auf (Fig. 368, *a*).

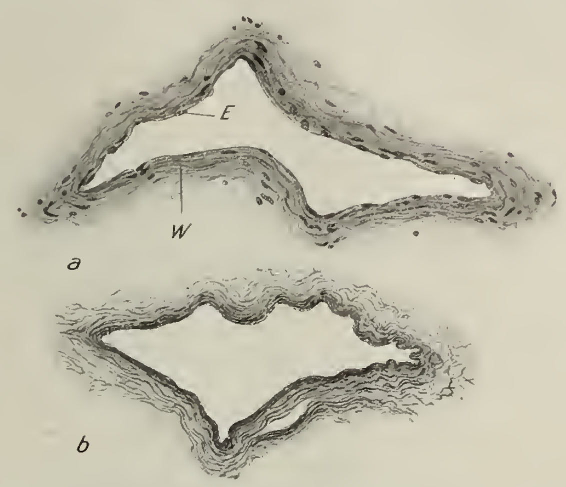


Fig. 267. Querschnitte durch die Vena centralis retinae. Mensch. Müllers Flüssigkeit, dann Formalin. *a* Hämalaun-Eosin, *b* saures Orceïn. *E* Endothel; *W* rein bindegewebige Wand, in der bei *b* feine elastische Fäserchen sichtbar sind. V. 160.

Das reichliche Vorkommen von leimgebendem Bindegewebe, nicht nur in der Adventitia, sondern auch in der Media, ist charakteristisch gegenüber den entsprechenden Arterien (Fig. 363). Die Elastica interna ist, wenn vorhanden, fast niemals eine gefensterte Haut, sondern besteht aus flächenartig ausgebreiteten, dichteren Fasernetzen (Fig. 368, *b*).

Bei den stärkeren Venen, besonders der Extremitäten (Fig. 369), tritt das elastische Gewebe sehr in den Vordergrund, doch sind die elastischen Elemente in der Media vorzüglich der Quere nach, zum Teil dichtere Netze bildend, angeordnet. Manchmal,

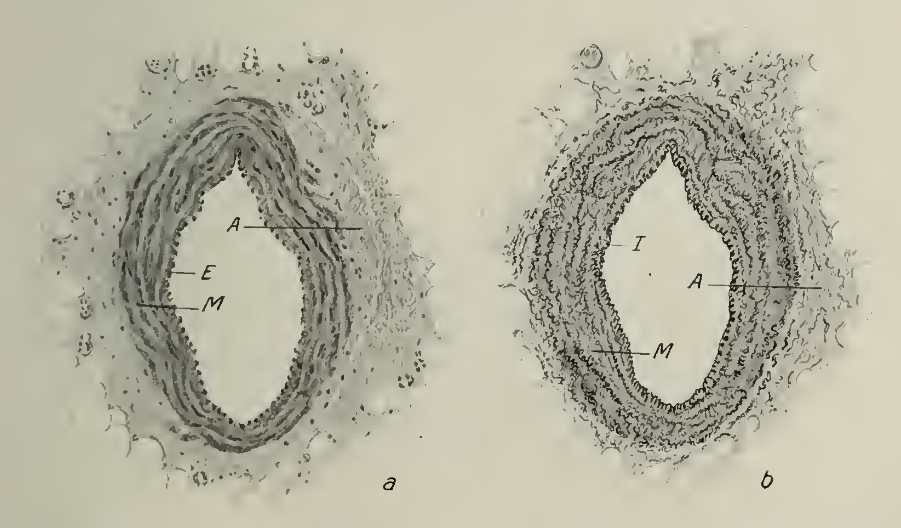


Fig. 368. Querschnitte durch eine Vena digitalis communis vom Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. *a* mit Hämalaun-Eosin, *b* mit saurem Orceïn gefärbt. *A* Adventitia; *E* Endothel; *I* elastische Innenhaut; *M* Media (Muscularis), in *b* mit elastischen Netzhäuten. V. 80.

z. B. in der V. femoralis, findet sich an der Oberfläche der Media eine der Elastica ext. von Henle entsprechende Anhäufung elastischen Gewebes (Fig. 373), die aber zum Unterschiede von letzterer vorwiegend aus konzentrisch geschichteten elastischen Häuten besteht.

Die Muskulatur ist im allgemeinen beim Menschen infolge des aufrechten Ganges in den Venen des Kopfes und der oberen Rumpfhälfte schwach entwickelt oder fehlt

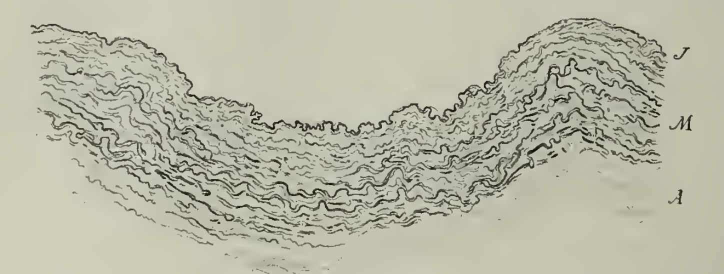


Fig. 369. Vena radialis (wie in Fig. 363). Elastisches Gewebe mit saurem Orceïn dunkel gefärbt. A Externa (Adventitia); J Intima; M Media, V. 110. (v. E.)



Fig. 370. Querschnitt durch ein Ästchen der Vena saphena von der Wade des Hingerichteten. Pikrinsublimat. Al Äußere Längsmuskeln; G Gefäße der Adventitia; J Intima; Jl innere Längsmuskeln; R Ringmuskeln der Media. V. 60. (v. E.)

auch gänzlich, wie z. B. im Blutleiter des Gehirnes, in den Venen der Dura und Pia, in den Breschetschen Knochenvenen, im unteren Abschnitte der V. jugulares, in der Anonyma, im oberen Teile der V. cava sup., in den Venen der Retina (Fig. 367), der Placenta uterina, des Nagelbettes (H. Rabl) und der Milzbalken. Dagegen sind die Venen der Extremitäten und der unteren Rumpfhälfte reich mit Muskeln versehen und können neben der Ringmuskulatur, wie sie z. B. die V. mammaria int., kleinere Halsvenen, Venen der oberen und teilweise der unteren Extremitäten zeigen, auch innere und äußere Längsbündel vorkommen.

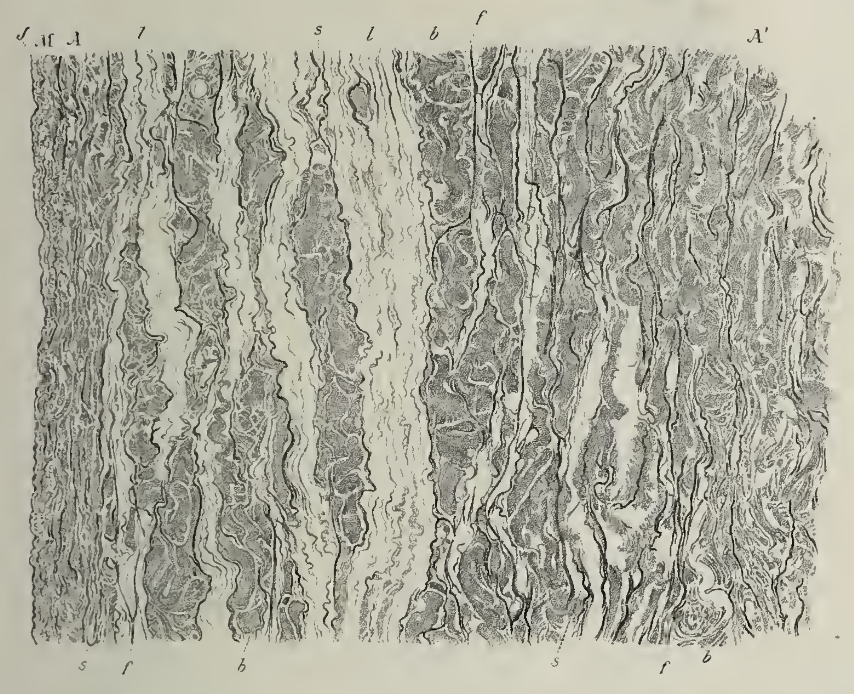


Fig. 371. Längsschnitt durch die Vena cava inferior aus der Lebergegend. Formalin. Weigerts Elastikafärbung + Pikrofuchsin. Elastische Gewebe *f* schwarz; Bindegewebe rot, in der Figur dunkelgrau *b*; Muskelgewebe gelb (hellgrau *l*); *A A'* Tunica externa (Adventitia), von welcher etwa 1/5 nicht dargestellt ist. *J* Intima mit elastischer Innenhaut; *M* Media mit spärlichen Ringmuskeln; *s* Spalten im Bindegewebe. V. 112. (v. E.)

So besitzen die V. renalis, azygos und axillaris neben der inneren Ringmuskulatur auch äußere Längsbündel, während die V. iliaca, femoralis, poplitea (Fig. 370) und umbilicalis außerdem noch innere Längsmuskelbündel aufweisen. Die V. dorsalis penis besitzt in beschränkter Ausdehnung innere Längsmuskelbündel, welche wulstartig vorspringend eine Verschlußeinrichtung darstellen (Benda).

Die Venen des graviden Uterus zeigen nur Längsmuskeln.

Die V. cava inf. (Fig. 371) und ihre großen Äste, wie die V. portae, besitzen eine reiche Muskulatur, die aber nicht der Media, sondern der Adventitia angehört. Es sind meist längsverlaufende Muskelbündel, welche Netze bilden und von reichlichen, elastischen Fasern und Netzplatten begleitet werden.

Die großen Venen besitzen dort, wo sie in das Herz einmünden, eine äußere Lage quergestreifter Muskulatur vom Bau der Herzmuskeln; sie sind besonders an der V. cava sup. (Fig. 372) stark entwickelt und können bis zur Umschlagsstelle des Herzbeutels reichen.

Eigentümlich sind den Venen, gegenüber den Arterien, die Klappen (Fig. 373), paarige Taschen, ähnlich den Semilunarklappen des Herzens, welche in der Richtung

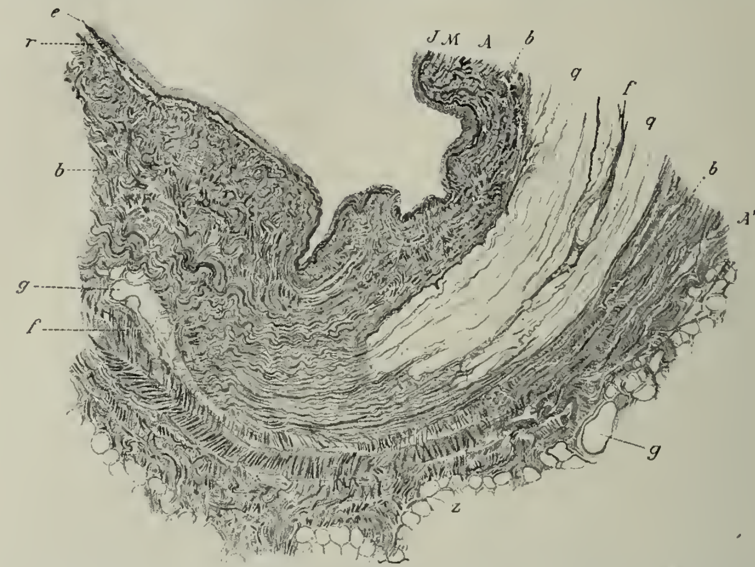


Fig. 372. Querschnitt durch einen Teil der Vena cava superior, etwa 1 cm über der Mündung in den Vorhof 28 jähr. Frau. Erlickis Flüssigkeit. Färbung wie bei Fig. 371. *A A'* Adventitia mit quergestreiften Muskelbündeln *q*; *J* Intima; *M* Media, links spärliche Ringmuskeln *r* führend; *b* Bindegewebsbündel; *e* Elastica interna; elastische Fasern (schwarz); *g* Blutgefäße; *z* Fettzellen. V. 55. (v. E.)

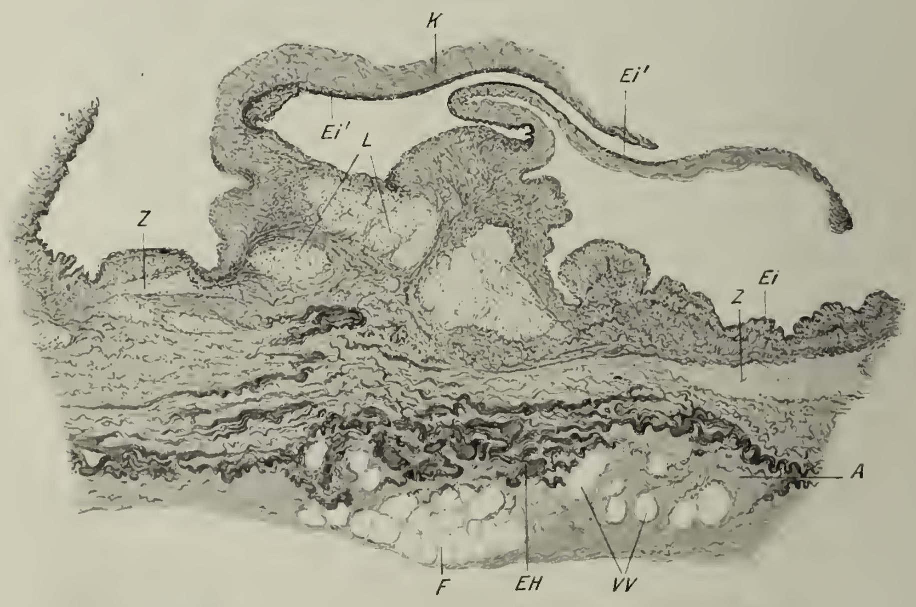


Fig. 373. Von einem Querschnitt durch die Vena femoralis des Menschen. Pikrinsublimat, saures Orcein (Elasticafärbung). Es ist der Ursprung einer Klappe getroffen. *A* Adventitia; *EH* elastische Häute in dieser; *Ei* elastische Netzfaserhaut der Venenintima; *Ei'* dieselbe an der Innenfläche der Klappensegel; *F* Fettzellen; *K* Klappensegel; *L* Längsmuskeln im Klappenursprung; *VV* Vasa vasorum; *Z* zirkuläre Muskelbündel in der Media. V. 70.

des Blutstromes diesen nicht behindern, wohl aber bei Stauung ein Rückströmen des Blutes unmöglich machen. Sie finden sich stets distal von den Einmündungsstellen seitlicher Äste (v. Bardeleben) und stellen nicht einfache Duplikaturen der Intima, sondern Auswüchse dieser dar. An der dem Innern zugewendeten Fläche besitzen sie langgestreckte Endothelzellen, darunter eine elastische Grenzlage, dann folgt Bindegewebe und nur an den angewachsenen Rändern längsverlaufende Muskelbündel.

An der dem Sinus zugewendeten Fläche sind die Endothelzellen unregelmäßig, quer verlängert und darunter fehlt eine elastische Grenzschichte.

Wie schon Hyrtl bekannt war, gibt es Stellen, wo Arterien direkt in Venen übergehen; an den Stellen solcher arterio-venöser Anastomosen (Fig. 374), deren Vorkommen oben (S. 285) besprochen wurde, hört die starke Ringmuskulatur der Arterie, nachdem sie, durch innere Längsbündel verstärkt, einen förmlichen Sphinkter gebildet hat, plötzlich auf, und die Arterie geht in eine gleichweite, vollkommen muskellose oder sehr muskelarme Vene über. Es sind dies Einrichtungen, welche nur zeitweilig in Funktion treten.

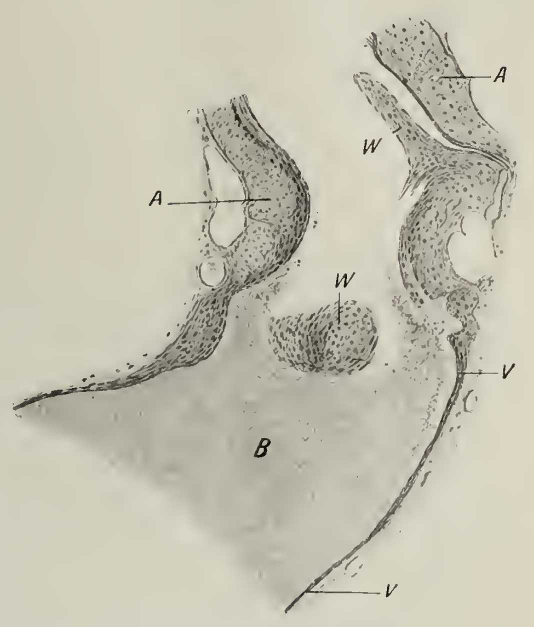


Fig. 374. Längsschnitt durch eine arterio-venöse Anastomose aus dem Krallenglied der Fledermaus (Vespertilio murinus). *A* muskulöse Arterienwand; *B* Blut; *V* Venenwand; *W* Arterienwülste. V. 110.

Die stärkeren Blutgefäße werden selbst wieder von Blutgefäßen, sog. Vasa vasorum, ernährt. Diese zeigen ein verschiedenes Verhalten bei Arterien und Venen. Da die Arterien in ihren inneren Schichten von arteriellem Blute bespült und dadurch ernährt werden, dringen die ernährenden Blutgefäße nur in die Außenschichten und von da in die äußeren Lagen der Media. Bei den Venen dringen die Kapillaren aber bis dicht unter das Endothel; die Venenklappen enthalten an ihren Wurzeln ein reiches Kapillarnetz.

Das Herz.

Die Herzwandung besteht im wesentlichen aus drei verschiedenen Schichten: dem Endo-, Myo- und Epikard; doch lassen sich diese nicht ohne weiteres auf die drei Schichten einer Gefäßwand zurückführen. Sowohl entwicklungsgeschichtlich, als histologisch, müssen das Myokard und Epikard als dem Herzen eigentümliche Schichten bezeichnet werden, so daß nur das Endokard mit der gesamten Gefäßwand zu homologisieren ist. Beim Embryo ist der endotheliale Herzschlauch vollkommen getrennt von der Muskelanlage.

Das Endokard ist nicht überall von derselben Beschaffenheit; in den Vorhöfen (Fig. 375) ist es beträchtlich dicker, als in den Kammern (Fig. 254).

Es besteht aus einer Endothellage, unter welcher eine an elastischen Elementen arme Bindegewebsschichte folgt, die unmittelbar in das Perimysium internum des Myokards übergeht. In der Tiefe finden sich reichlich elastische Fasernetze. Auch ganz vereinzelte glatte Muskelfasern enthält das Endokard, die sich aber an einzelnen

Stellen, besonders in der Kammerscheidewand und in der Vorhofsscheidewand gegen den Koronarvenensinus und die Aortenwurzel hin zu stärkeren Bündeln vereinigen.

Die Atrioventriknlarklappen stellen gefäßhaltige Duplikaturen des Endokards dar, in denen an der Vorhofsseite mehr eine glatte Muskellage, an der Ventrikelseite mehr elastische Fasern ausgebildet sind.

Die Semilunarklappen sind gefäßlos.

An den Ostien findet sich derbes, fibröses Gewebe, an dem die Klappen, aber auch das Myokard, ihren Ursprung nehmen. Letzteres, dessen Bau schon besprochen wurde, enthält in den Vorhöfen auch elastisches Gewebe (Fig. 375, *e*), dagegen nicht im Ventrikel.

Die durch die fibrösen Ringe in den Ostien getrennte Vorhofs- und Kammermuskulatur wird durch das eigentümliche Muskelfasersystem verbunden, das wir als Reizleitungssystem oder His-Tawarasches Bündel kennen gelernt haben. Beim Menschen besteht es aus oberflächlich im Endokard des Septums gelegenen und durch Bindegewebe eingehüllten, vom Myokard getrennten Fasern, welche durch einen außerordentlich großen Sarkoplasmagehalt im Innern ausgezeichnet sind, so daß die kontraktile, fibrilläre Substanz wie eine Rinde erscheint. Es handelt sich um stationäre Elemente, die aber noch gleichsam auf einer embryonalen Entwicklungsstufe stehen geblieben sind. Niemals geht aber aus ihnen Herzmuskulatur hervor.

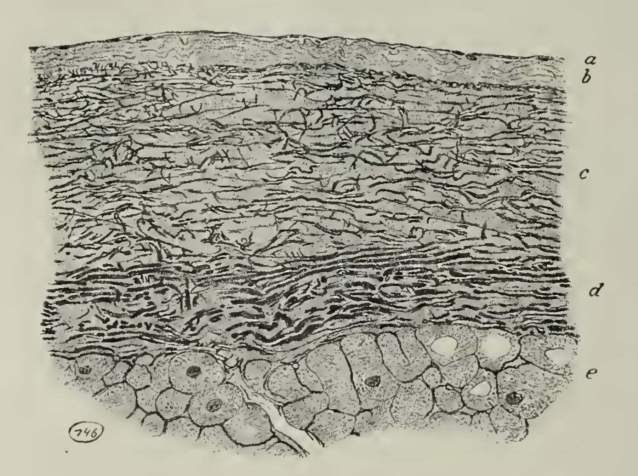


Fig. 375. Endokard des rechten Vorhofes von einem Hingerichteten am Querschnitt. Zenkers Flüssigkeit. Weigerts Elastikafärbung. *a* Endothel; *b* Bindegewebsschicht darunter; *c* mittlere elastische Fasernetze; *d* tiefe Schicht mit dicken elastischen Fasern; *e* Myokard mit quergetroffenen Muskelfasern und elastischen Fasern im Perimysium internum. V. 200. (v. E.)

Bei den Wiederkäuern bilden die netzartig zusammenhängenden Purkinjeschen Fäden, welche bereits beschrieben wurden (S. 207), das Analogon.

Dieses System ist von großer physiologischer Bedeutung, indem es die Kontraktion vom Vorhof auf den Ventrikel überleitet.

Das Epikard (viszerales Perikard) besteht aus einer lockeren Bindegewebslage, welche meist in der Umgebung der Gefäße, Fettgewebe einschließt und von einem platten bis kubischen Epithel bedeckt wird.

Die Nerven der Gefäße, wie des Herzens sind reichlich und entstammen aus Geflechten gemischter Natur, in welche Ganglienzellen eingeschaltet sind. Aus den sympathischen Geflechten, welche Arterien und Venen umspinnen, gehen motorische Enden sowohl für die glatten Muskeln, als auch für die Herzmuskulatur hervor. Aber auch an die Kapillaren und muskellosen Venen treten marklose Fäserchen mit knopfartigen (retikularen) Enden heran.

Andererseits enthalten die Geflechte markhaltige Fasern, aus denen marklose und schließlich reichlich verästelte, sensible Endbüsche hervorgehen (Dogiel, Smirnow), die man sowohl im Endo-, als im Myo- und Epikard, hier besonders reichlich findet. Ähnliche Endigungen sind auch in der Wand der Arterien bis in die innersten Schichten zu finden. In der Tun. ext. der Aorta, in der Nähe des Zwerchfelles, kommen zahlreiche Lamellenkörperchen vor.

Entwicklung und Rückbildung der Blutgefäße.

Wie schon geschildert wurde (S. 57), erfolgt die erste Anlage der Gefäße bei den Wirbeltieren im mittleren Keimblatte, außerhalb der Embryonalanlage, im Bereich des Dottersackes, in der Lamelle, welche dem Entoderm direkt anliegt.

Gleichzeitig mit der Cölombildung entsteht mit einem Schlage ein geschlossenes, rein epitheliales (endotheliales) Röhrensystem, welches allmählich in die Körperanlage hineinrückt und sich hier weiter entwickelt.

Erst sekundär treten an diesen einfachen Endothelröhren die weiteren Schichten auf. Auch das Herz legt sich als einfacher Endothelschlauch an, welcher ganz unabhängig von der Anlage des Myokards ist.

Die Endothelzellen der ursprünglichen Gefäße teilen sich, einzelne rücken nach außen ab, lagern sich quer zur Wandung und werden zu Muskelbildungszellen. Aber auch aus dem umgebenden Mesenchym können Muskelzellen hervorgehen.

Die elastische Innenhaut wird wahrscheinlich von den Endothelzellen, nach Art einer Kutikularbildung, abgeschieden und wächst sekundär weiter, nachdem sie von den Zellen abgetrennt ist, ähnlich wie die Elastica chordae. Die elastischen Häute der großen Arterien entstehen ganz allmählich und wohl durch Spaltung voneinander.

Die Adventitia ist sicher ein Bildungsprodukt von Mesenchymzellen.

Weiterhin entstehen aber neue Gefäße durch Sprossung von den vorhandenen aus. Der Vorgang kann am Schwanze von Amphibienlarven in vivo verfolgt werden. Aus der Art. caudalis, die eine direkte Fortsetzung der Aorta ist und durch Umbiegung in die Vena caudalis übergeht, treten Sprossen auf, die sich mit ähnlichen, von der Vene ausgehenden, vereinigen und Gefäßschlingen bilden. Von diesen gehen neuerlich Sprossen aus, so daß allmählich das Netz der Kapillaren entsteht. Diese Sprossen sind zunächst solide Protoplasmakegel, die sich allmählich verlängern, von innen her aushöhlen und in welche sekundär Kerne vorrücken, um sich durch Mitose zu vermehren. Indem solche Sprossen aufeinandertreffen und verwachsen, entstehen die in der Mitte zunächst soliden Schlingen, die erst sekundär wegsam werden. Eine Abgrenzung von Zellen ist ursprünglich nicht vorhanden; erst sekundär zerfällt das Symplasma in getrennte Zellen.

Dies kann aber auch unterbleiben, der symplasmatische Zustand bleibt dauernd erhalten, und es entstehen jene Kapillaren, die keine endothelialen Zellgrenzen nachweisen lassen (S. 280).



Fig. 376. Rückbildung von Blutgefäßen im Dottersack des Forellenembryo. Nach einem Vergoldungspräparat der isolierten Gefäßschicht. *a* normale Gefäße, strotzend mit Blut gefüllt; *b* angiolytische Gefäßzweige V. 110.

Auch die Regeneration geht nur von bereits vorhandenen Gefäßen aus und in ähnlicher Weise vor sich.

In höherem Maße, als bei irgend einem Gewebe gehen im Blutgefäßsystem Hand in Hand mit der Entwicklung Rückbildungsvorgänge einher (Angiolyse).

Der ganze Kreislauf ändert sich ja wiederholt; der Dotterkreislauf geht in den Umbilikalkreislauf und dieser erst in den des Neugeborenen über. Dabei werden stets

ganze Strecken und Bezirke des alten Kreislaufes überflüssig, bilden sich zurück, und so begegnet man reichlich untergehenden Blutgefäßen.

Sie werden durch andere außer Funktion gesetzt, und der Blutstrom kommt in ihnen zum Stillstand.

Diese Röhren beginnen sich abzuschnüren (Fig. 376), und man kann dann Stücke von Kapillaren sehen, die noch Blutkörperchen einschließen und an beiden Enden blind endigen.

Die Endothelzellen zeigen Kernvermehrung durch direkte Teilung, so daß ganze Kernanhäufungen entstehen.

Es ist begreiflich, daß solche Bildungen mit Entwicklungszuständen verwechselt werden konnten (Ranviers vasoformative Zellen).

Ihre wahre Natur als Rückbildungsformen, Angiolyten, wurde zuerst von S. Mayer erkannt, Im Knochenmark können die wuchernden Endothelzellen zur Bildung von Riesenzellen (Ostoklasten) Veranlassung geben (s. Blutentwicklung S. 61).

Im Anhange an das Blutgefäßsystem wäre das Steißknötchen, das im wesentlichen eine arterio-venöse Anastomose darstellt, zu besprechen; doch erfolgt diese Besprechung aus noch zu erörternden Gründen später (S. 324).

Das Lymphgefäßsystem.

Während die Blutgefäße ein in sich abgeschlossenes Röhrensystem bilden, stellen die Lymphgefäße gleichsam einen seitlichen Anhang des Venensystems dar, welcher an der Peripherie blind endigt.

Diese blinden Enden, welche als Lymphkapillaren in der Haut, den Schleim- und fibrösen Häuten, in drüsigen und anderen Organen liegen, bilden die Wurzeln des Lymphgefäßsystems. Sie sammeln das Plasma, den von den Blutkapillaren abgeschiedenen Ernährungssaft der Gewebe, der durch diese mannigfach verändert wird, und führen ihn in die Lymphgefäße und durch diese endlich wieder in den venösen Kreislauf zurück.



Fig. 377. Versilbertes Centrum tendineum vom Zwerchfell der Ratte. *B* Blutkapillaren; *L* Lymphkapillaren; *L'* blinde Enden solcher; die Grenzen der Endothelzellen schwarz gefärbt; *S* sogenannte Saftlücken (Negativbilder der Inozyten). V. 125. (v. E.)

Nicht überall findet man Lymphgefäße; sie fehlen namentlich in den lebenswichtigsten Organen, wie z. B. im Zentralnervensystem, weiter im Inneren der willkürlichen Muskeln.

Die Lymphkapillaren sind im allgemeinen ähnlich gebaut wie die Blutkapillaren, nur noch zartwandiger. Es scheint ihnen das zarte Grundhäutchen zu fehlen, so daß sie reine Endothelröhren darstellen, die nur sichtbar sind, wenn sie künstlich oder natürlich gefüllt sind oder wenn ihre Wandungen mit Silbernitrat imprägniert werden.

Letzteres hat zuerst v. Recklinghausen getan.

An solchen Präparaten (Fig. 377) erkennt man, daß die Endothelzellen viel unregelmäßigere Formen zeigen, indem sie mit reichlich gebuchteten Rändern inein-

ander greifen, während die der Blutkapillaren (*B*) mit ebenen Rändern aneinander stoßen.

Auch die Form der Lymphkapillaren ist eine viel unregelmäßigere. Im allgemeinen sind sie weiter als die Blutkapillaren; sie können sackartige, bis zu 100 μ weite Räume darstellen (besonders in den Drüsen, Schleimhäuten und in den peripheren Lymphknötchen), die weiter sind als die Lymphgefäße, an die sie sich anschließen. Stets endigen sie mit solchen sackartigen, blinden Enden (Fig. 377, *L'*).

Dann gibt es wieder Lymphkapillaren, die im Kaliber sich mehr an die Blutkapillaren anschließen, z. B. in der Haut, aber ebenfalls blind endigende seitliche Ausbuchtungen [1]), ein den Lymphkapillaren eigentümliches und ganz gewöhnliches Vorkommen, zeigen.

Charakteristisch ist ihr Verhalten zu den Blutkapillaren; wo beide mehr flächenartig ausgebreitet sind, weichen sie sich gegenseitig möglichst aus, so daß die einen durch die Maschenräume der anderen durchgesteckt erscheinen. Auch liegen die Anfänge der Lymphkapillaren in der Haut und in den Schleimhäuten stets tiefer als die Blutkapillaren, ähnlich wie in den Darmzotten.

Die Lymphkapillaren sind klappenlos, während die eigentlichen Lymphgefäße (Fig. 378) mit reichlichen Klappen versehen sind, welche eine Injektion nur von der Peripherie her gestatten.

Da die Weite eines Lymphgefäßes nicht maßgebend ist für seine Natur als Kapillare oder Gefäß, werden letztere nur durch die Anwesenheit von Klappen erkenntlich.

In der Wandung der klappenführenden Lymphgefäße treten auch schon spärliche, zunächst vorzüglich ringförmig, dann aber auch längsverlaufende, mehr netzartig angeordnete glatte Muskeln und elastische Elemente auf.

An den stärkeren Lymphgefäßen, welche sich in ihrem Verlauf den Blutgefäßen anschließen, kann man dann ebenfalls drei Schichten, eine Tunica intima, media und externa, unterscheiden. Sie ähneln durch ihre starke Muskulatur und ihre reichlichen elastischen Elemente, oft mehr kleinen Arterien als Venen.

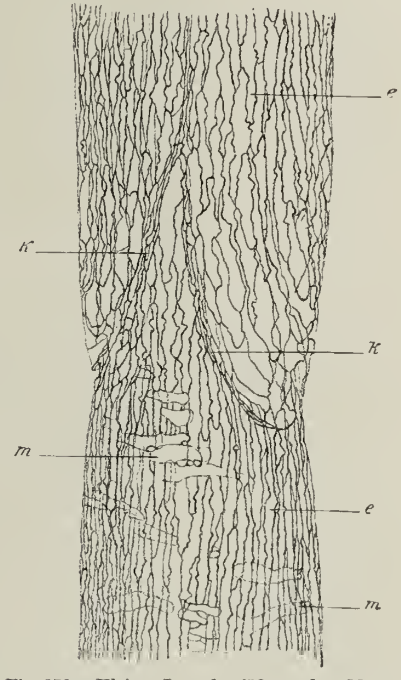


Fig. 378. Kleines Lymphgefäß aus dem Mesenterium des Kaninchens. Versilbert. Die schwarzen Linien entsprechen Zellgrenz n. *e* Endothelzellen (längslaufend); *k* angewachsene Klappenränder; *m* glatte Muskelzellen (querlaufend). V. 140. (v. E.)

Eine schwierige Frage ist die, wie die Gewebsflüssigkeiten in die geschlossenen Lymphkapillaren gelangen?

Die Physiologen haben in früherer Zeit aus prinzipiellen Gründen blinde Endigungen der Lymphkapillaren in Abrede gestellt, obwohl die Injektionen mit Silbernitrat das Vorhandensein solcher geschlossener Anfänge zweifellos dargetan hatten.

Nach Brücke wäre ein Eintritt der aus den Blutkapillaren transsudierten Flüssigkeit in die geschlossenen Lymphkapillaren deshalb undenkbar, weil der Austritt des Plasmas aus den Blutkapillaren unter relativ hohem Filtrationsdrucke stattfindet, welcher so zartwandige Röhren zusammenpressen müßte.

1) Ausnahmsweise kommen solche auch an Blutkapillaren, z. B. an denen der Conjunctiva des Auges (Langer) vor.

Mit dieser aprioristischen Vorstellung hängt die Lehre zusammen, welche die Lymphgefäße mit offenen Wurzeln beginnen läßt.

Schon die alten Anatomen ließen die Blut- und Lymphkapillaren durch engste Röhrchen (Vasa serosa), die für Blutkörperchen undurchgängig gedacht wurden, wohl aber das Plasma zu den Lymphgefäßen hinüberleiten sollten, verbunden sein. Diese Vorstellung von einem plasmatischen Röhrensystem schien durch die Schwannsche Zellenlehre, nach welcher man sich die Zellen als hohle, mit einer Membran versehene Gebilde dachte, eine neue Stütze zu erhalten. Besonders R. Virchow, der aus Knochen zuerst solche hohle, mit röhrenförmigen Ausläufern versehene Zellen isoliert zu haben glaubte — Gebilde, die wir heute als Grenzscheiden der Lakunen kennen —, versuchte ein solches Saftkanalsystem in den verschiedensten Geweben und Organen nachzuweisen. Auch für das Knorpelgewebe, das der Hauptmasse nach keine anatomosierenden, sondern oft durch reichliche Interzellularsubstanz getrennte Zellen besitzt und so sich nicht in die Vorstellung eines Saftkanalsystemes fügen wollte, wurde ein solcher Nachweis versucht und angeblich von manchen Seiten erbracht. Heute hat man diese scheinbaren Saftkanälchen als Trugbilder oder Pseudostrukturen erkannt.

Die Vorstellung von einem präformierten plasmatischen Kanalsystem wurde aber unhaltbar, als man den körperlichen Charakter der Zellen erkannt hatte. Doch versuchte v. Recklinghausen auf Grund der Versilberung der verschiedensten Gewebe die alte Virchowsche Lehre zu reformieren; er meinte, die Zellen seien zwar solide, aber sie füllen den Raum, in dem sie liegen, nicht vollständig aus, so daß zwischen ihrer Oberfläche und der angrenzenden Grundsubstanz noch ein Raum vorhanden ist, in dem Flüssigkeit frei zirkulieren könnte. Diese zirkumzellulären Spalten, die Saftkanälchen von Recklinghausen, sollten die offenen Wurzeln der Lymphgefäße darstellen.

Die Bilder, welche man durch Silberimprägnation von manchen Geweben, besonders von serösen Häuten und dem Centrum tendineum des Zwerchfells erhält (Fig. 377), schienen sehr für die Auffassung v. Recklinghausens zu sprechen. Die Lymphgefäße und -kapillaren erscheinen als helle Straßen und zeigen die charakteristische Endothelzeichnung. Die Substanz dazwischen ist dunkelbraun bis schwarz, enthält aber zahllose helle, zackige Figuren, welche an vielen Stellen mit den Lymphwegen und unter sich zusammenhängen, nur durc eine schmale Interzellularlinie getrennt. Diese Lücken sollten nun den Saftkanälen entsprechen.

Auch in der Hornhaut des Auges läßt sich ein solches System anscheinend anatomosierender Lücken durch die Versilberung deutlich darstellen. In Wirklichkeit entsprechen aber diese hellen Lücken Negativbildern der Zellen, welche im überlebenden Zustande keine Silbersalpeterlösung aufnehmen.

Diese Lücken decken sich nun vollkommen mit den positiv gefärbten Zellkörpern, wie man sie durch Vergoldung oder z. B. im lamellären Bindegewebe durch Färbung mit konzentrierter Hämatoxylinlösung nach Delafield erhalten kann (Fig. 124). Dies kann man an der Hornhaut auch auf andere Weise zeigen. In der frischen Hornhaut sieht man nichts von Zellen, da sie der Wandung ihrer Hohlräume dicht anliegen. Die Zellen werden aber sofort wahrnehmbar, wenn man einen Induktionsschlag durch die Hornhaut schickt (Rollett), weil nun, durch die Ablösung der Zellkörper von der Wandung, wirklich ein zirkumzellulärer Spaltraum entsteht.

Wäre ein solcher in vivo vorhanden, so müßte es leicht gelingen, ihn durch Einstich mit einer Injektionsmasse zu füllen; das ist wiederholt versucht worden, doch hat man meist nur Zersprengungen des Gewebes längs der Lamellen- und Bündelgrenzen, sog. Corneal tubes, erhalten. Manchmal konnte man aber auf diese Weise, z. B. beim Menschen und Meerschweinchen, wirklich eine Füllung von Saftlücken erzielen, doch können diese Ausnahmefälle ganz gut dadurch erklärt werden, daß die weichen Zellen durch die Injektionsmasse einfach zusammengedrückt wurden, da die derbfaserige Grundsubstanz Widerstand leistet.

Auch im Knorpel füllen die Zellen ihre Höhlungen vollkommen aus, doch entstehen hier sehr leicht zirkumzelluläre Spalträume bei den mannigfachsten Reagenzienbehandlungen, da die Zellen sehr retraktil sind (s. Knorpelgewebe S. 139).

Auch im fibrillären Bindegewebe füllen die Zellen ihre Räume vollkommen aus.

Untersuchungen von R. Heidenhain haben ergeben, daß der Lymphstrom überhaupt nicht als ein einfacher Filtrationsstrom gedacht werden kann, daß man vielmehr an eine Reizerscheinung, etwa wie bei einem Sekretionsvorgange, denken muß. Er hat gezeigt, daß der Lymphstrom durch verschiedene Substanzen, wie z. B. durch Pepton, manche Salze, durch Blutegelextrakt, die man als Lymphagoga bezeichnet, sehr beeinflußt, erhöht werden kann, so daß gleichsam eine erhöhte Sekretion hervorgerufen wird. Mit diesen Mitteln kann z. B. auch in der Leber eine Überfüllung der Lymphgefäße hervorgerufen werden.

Man muß nach alledem annehmen, daß die Lymphe von den Gewebszellen selbst ausgeschieden wird, daß diese es sind, welche die Bewegung der Gewebesäfte bedingen, was vor allem für Zellen mit lebhaftem Stoffwechsel (Drüsenzellen) gilt. Diese Lymphe verbreitet sich dann durch Osmose in den benetzbaren Geweben und gelangt so und nicht auf präformierten Wegen auch in die Lymphkapillaren, wobei offenbar die weiche Interzellularsubstanz die Hauptrolle spielt.

Eine andere Frage ist es, ob die Spalträume im Bindegewebe und die großen serösen Höhlen des Körpers zum Lymphgefäßsystem zu rechnen sind?

Man hat die mannigfachsten Gewebespalten, wie Peritoneal-, Pleura- und Perikardialhöhle, die peri- und endolymphatischen Räume des Gehörorganes, den Hypochorioidalraum und die vordere Kammer des Auges, den Subdural- und Hyparachnoidalraum, die feinen Spalträume im Bindegewebe, die Schleimbeutel und Sehnenscheiden, ja selbst die Gelenkhöhlen vielfach als Lymphspalten bezeichnet.

Alle diese Spalten sind mit einer Flüssigkeit erfüllt oder können unter Umständen eine wechselnde Menge davon enthalten; ein Teil dieser Spalträume kann auch eine engere Beziehung zu den Lymphgefäßen besitzen, und ihr Inhalt kann in letztere gelangen. Trotzdem kann man sie nicht dem Lymphgefäßsystem zurechnen.

Die wesentliche funktionelle Bedeutung der meisten dieser Spalten ist eine mechanische: sie bedingen die Verschiebbarkeit der Teile gegeneinander. Weiter spricht schon die chemische Zusammensetzung der in manchen enthaltenen Flüssigkeit, wie z. B. des Liquor cerebro-spinalis, des Augenkammerwassers, der Synovia, gegen die Lymphgefäßnatur dieser Spalten, von denen einige auch ganz offenbar nicht in Verbindung mit Lymphgefäßen stehen, wie z. B. Gelenkspalten, Sehnenscheiden, Schleimbeutel. Aber auch die großen serösen Höhlen, welche eine sehr eigentümliche, engere Beziehung zu den Lymphgefäßen erkennen lassen, besitzen beim Menschen und bei den Säugetieren keinen direkten Zusammenhang durch weit offene Wege mit den Lympgefäßen.

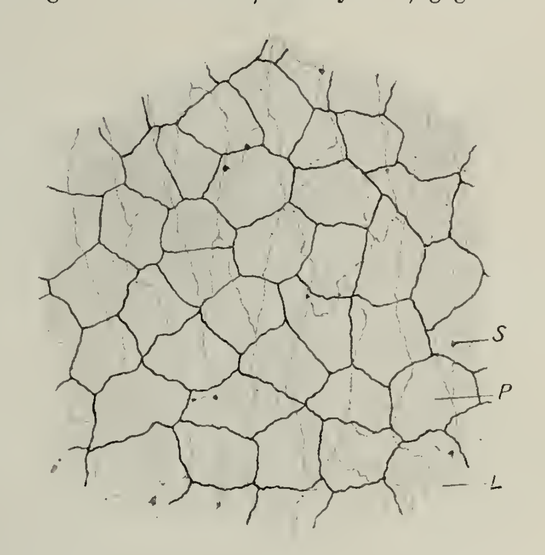


Fig. 379. Vom Centrum tendineum des Meerschweinchens. Versilbert, dann vergoldet. Die peritoneale Fläche nach oben (*P*). zeigt die schwarzen Zellgrenzen; darunter schimmert das Endothel eines Lymphgefäßes (*L*) durch, so daß sich beide Zellhäutchen berühren; *S* Stigma in der Wand des Lymphgefäßes. V. 380.

v. Recklinghausen hat zuerst die wichtige Entdeckung gemacht, die bald von C. Ludwig und Schweigger-Seidel bestätigt und weiter verfolgt wurde, daß man von der Peritonealhöhle aus, ohne Verletzung des Bauchfells, die Lymphgefäße des Zwerchfelles füllen kann.

Dies gelingt, wenn man ein Tier mit eröffneter Bauchhöhle an den Hinterbeinen aufhängt, auf das Zwerchfell die Injektionsflüssigkeit bringt und nun künstliche Respirationsbewegungen macht. Auf ähnliche Weise gelang es Bizzozero, vom Zwerchfell aus die Lymphgefäße des Perikardiums zu füllen.

Man hat dies mit dem Vorhandensein präformierter Verbindungen, sog. Stomata, zwischen diesen Höhlen und den Lymphgefäßen zu erklären versucht.

Versilberte Präparate des Zwerchfelles zeigen aber, daß die Lymphgefäße oft so dicht an das Endothel der Peritonealhöhle herantreten, daß sich nur die zwei flachen Zellagen berühren (Fig. 379).

Präformierte Öffnungen hat man nicht finden können, nur gelegentlich erweiterte Interzellularlücken (Stigmata), die von den durchkriechenden Leukozyten herrühren und sich bald wieder schließen.

Für den Durchtritt von Flüssigkeit genügen die Interzellularräume, deren Masse an solchen Stellen durch eine auffallende Kleinheit der Endothelzellen noch vermehrt erscheint.

Ähnliche Verhältnisse wurden auch an der Pleura costalis bei Hunden und Kaninchen und am Herzbeutel nachgewiesen.

Wohl aber kommen direkte Kommunikationen zwischen Bauchhöhle und Lymphräumen durch offene und verschließbare Stomata beim Frosch vor. Dieser besitzt dorsal vom Peritonealraum einen sackartigen Lymphraum, die Cysterna lymphatica. Die dünne Peritoneallamelle und die Wand der Zisterne berühren sich unmittelbar. An versilberten Flächenpräparaten sieht man nun eine eigentümliche Zeichnung (Fig. 380); Gruppen radiär gestellter, mit zungenförmig verschmälertem Ende eine bald geschlossene, bald offene rundliche Lücke begrenzende Zellen, zwischen denen gewöhnliche Endothelzellen liegen. Die Kerne der radiär gruppierten Zellen liegen in der Nähe der Lücke, (des Stoma), und diese verschmälerten Enden sind so gegen die Höhle des Lymphraumes vorgebogen, daß sie eine trichterförmige Einsenkung gegen letzteren bilden und sich die Ränder der Endothelzellen beider Lamellen direkt berühren.



Fig. 380. Wand der Cysterna lymphatica vom Frosch, versilbert, mit zwei offenen und einer geschlossenen Pore. Die dunklen Flecken um die Öffnungen, welche aus der Bauchhöhle in den Lymphsack führen, sind die Kerne der Zellen. (Nach Schweigger-Seidel und Dogiel.)

Die ganze Einrichtung erinnert an die Spaltöffnungen der Pflanzen; wie diese, je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen, sich schließen und öffnen können, so ist dies auch bei den Stomata der Cysterna lymphatica vom Frosch der Fall. Indem die inneren, kernführenden Enden der Zellen anschwellen, legen sie sich aneinander und verschließen die Öffnung.

Vielleicht haben die kleinzelligen Inseln in der Peritonealbedeckung des Menschen und des Kaninchens oder rosettenartigen Zellgruppen beim Meerschweinchen eine ähnliche Bedeutung und können unter Umständen an diesen Stellen sich erweiterte Interzellularräume bilden.

Die zahlreichen Spalträume im lockeren Bindegewebe, welche zum Teil von flachen, endothelartig aneinanderstoßenden Zellen ausgekleidet werden (Fig. 124, *2*), haben zunächst auch nur die mechanische Bedeutung, die Verschiebbarkeit der Haut, der Drüsen usw. zu gewährleisten. Daß sie nicht als Teile des Lymphgefäßsystems betrachtet werden können, geht auch daraus hervor, daß man bei ihrer Injektion wohl künstliche Ödeme, Erweiterungen der Spalten, erhält, aber, niemals (His) oder nur selten (wenn zufällig eine Lymphkapillare angestochen wurde), eine Füllung der Lymphgefäße.

Dasselbe gilt für die perilymphatischen Räume des Gehörorganes, welche auch ganz so wie die Spalträume im Bindegewebe entstehen.

Die serösen Häute des Gehirns und des Rückenmarks besitzen, wie diese selbst, keine Lymphgefäße; die subserösen Räume sind auch hier in erster Linie von mechanischer Bedeutung.

Bei Tieren kann der Liquor cerebro-spinalis jedoch einen Abfluß in Lymphgefäße finden, welche die Vena jugularis begleiten und aus dem Foramen jugulare austreten; andererseits längs des N. olfactorius in Lymphgefäße der Nase, wie Injektionen vom Subdural- und Hyparachnoidalraum aus ergeben haben

Beim Menschen ist ein solcher Zusammenhang nicht nachzuweisen; wohl aber kann bei Injektion von diesen Räumen aus Masse durch die Arachnoidalzotten, die sog. Pacchionischen Granulationen (Einstülpungen des lockeren Bindegewebes der

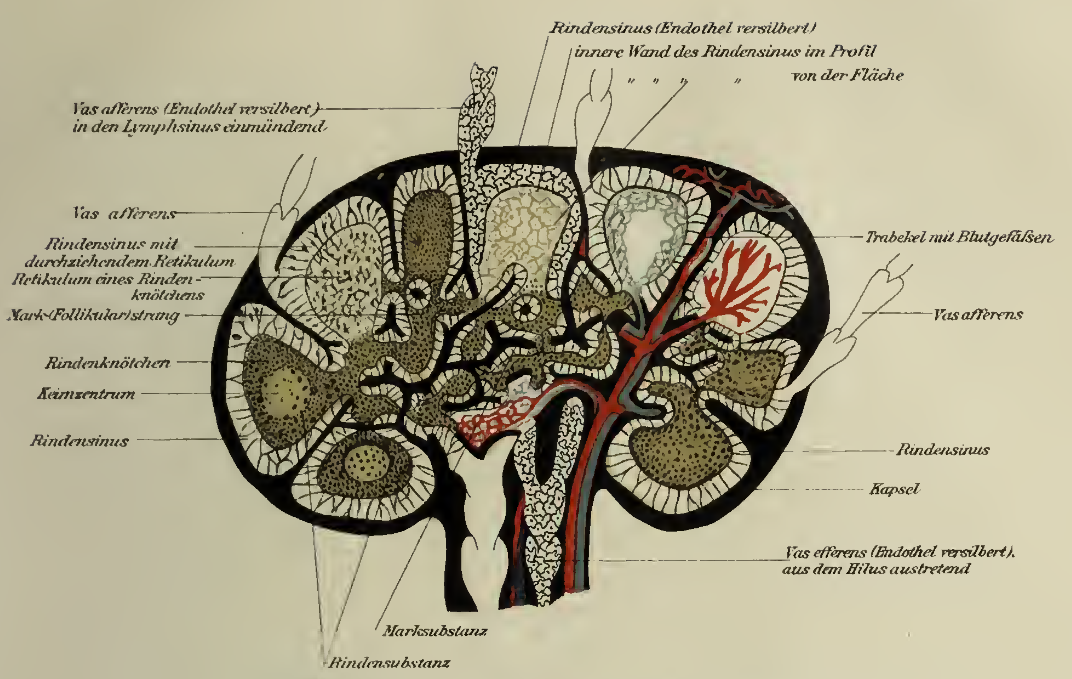


Fig. 381. Schema eines Rinder-Lymphknotens. Gefässe nach Calvert. Kapsel und Trabekel schwarz, Follikularsystem grau; Versilberung eines Teiles der Lymphbahn u. der Grenzmembran eines Rindenknötchens

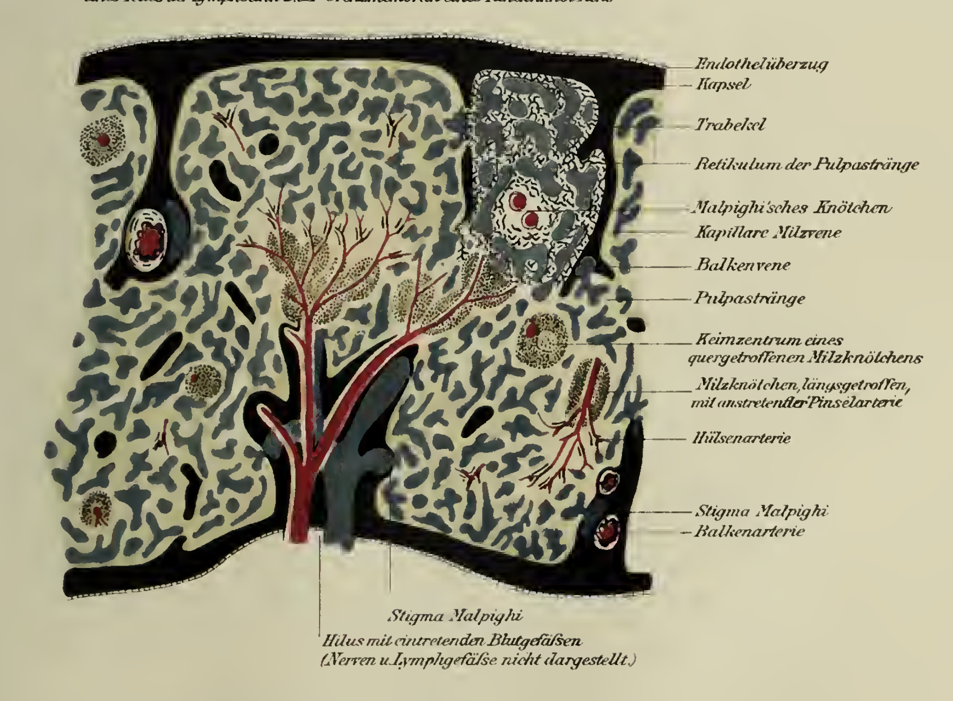


Fig. 382 Schema der Milz. Rechts oben das Retikulum der Pulpastränge und eines Milzknötchens dargestellt.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. H F Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.



Leptomeninx in das derbe Gewebe der Blutsinus [vgl. S. 256]) in die venösen Blutleiter hineintreten (A. Key und Retzius), so daß hier auf diesem Wege überschüssiger Liquor abfließen kann.

Im Gehirn und Rückenmark findet man wohl spaltenartige Bildungen längs der Adventitia der Gefäße, um die Kapillaren und Ganglienzellen, die His als perivaskuläre Lymphräume aufgefaßt und bezeichnet hat. Doch auch hier handelt es sich nicht um Lymphräume, sondern um Spalten und Lücken in der Glia, welche im Leben eine wechselnde Menge von Flüssigkeit aufnehmen können und am Präparate meist durch Schrumpfung vergrößert erscheinen.

Die vordere Augenkammer ist ebenfalls kein gewöhnlicher Lymphraum; injiziert man bei starkem Druck, so erfolgt ein Abfluß der Masse durch den Sinus venosus sclerae. Ebensowenig ist der von Schwalbe als Lymphraum gedeutete Perichorioidalraum ein solcher. Bei der Injektion fließt die Masse längs der Wirtelvenen in den Tenonschen Raum.

Man kann also alle diese Spalten und Lücken nicht als Lymphräume, Teile des Lymphgefäßsystems bezeichnen. Diesem gehören nur solche röhrige Bildungen an, welche unmittelbar in klappenführende Lymphgefäße und durch diese in das Venensystem übergehen.

Lymphgefäße kommen also reichlicher in der Haut und den Schleimhäuten, in serösen und fibrösen Häuten, in der Synovialhaut; an Schleimbeuteln und Sehnenscheiden vor.

Die Muskeln enthalten zahlreiche »Lymphspalten« im Perimysium internum, aber keine röhrenförmigen Lymphgefäße; solche finden sich nur in der Zunge, im Herzen, auch in den glatten Muskeln zwischen den gröberen Bündeln.

Um die Nerven finden sich Lymphgefäße, nicht aber endoneural. Die Knochen besitzen Lymphgefäße, die Knorpel ebensowenig als Blutgefäße.

Die Lymphknoten oder Lymphdrüsen.

Sie stellen rundliche, bohnen- bis wurstförmige Gebilde von weißlicher, grauer bis grau-schwarzer oder rötlicher Farbe und wechselnder Größe (von wenigen Millimetern bis zu mehreren Zentimetern) dar, welche an bestimmten Stellen (regionäre Lymphknoten der Schenkel- und Ellbogenbeuge, der Achselhöhle usw.) in den Verlauf von Lymphgefäßen eingeschaltet sind.

Die zuführenden Lymphgefäße, Vasa afferentia, treten in größerer Anzahl an der konvexen Oberfläche ein, die abführenden, Vasa efferentia, meist in verminderter Anzahl aus einer eingezogenen Stelle, dem Hilus, aus. Ihre Klappen gestatten einen Abfluß der Lymphe nur in der Richtung zum Venensystem. Am Hilus treten außerdem Arterien und Nerven ein und Venen aus; einzelne ein- und austretende Blutgefäße findet man auch an der konvexen Oberfläche.

Die Lymphknoten zeigen bei verschiedenen Tieren einen verschiedenen Bau; am meisten untersucht wurden sie bei Rind und Schaf, bei denen dieser Bau mehr schematisch, leichter verständlich ist als beim Menschen, Affen u. a. Daher sei zunächst der Bau eines Rinderlymphknotens an der Hand des Schemas Taf. IX, Fig. 381 erörtert.

Die Oberfläche wird von einer derben, bindegewebigen Kapsel, die auch elastische Fasern und selten glatte Muskelzellen enthält, gebildet. Von ihr gehen in größeren Zwischenräumen schalenartig größere, rundliche Räume umfassende Scheidewände in die Tiefe; am Durchschnitt erscheinen sie als stärkere Balken, die radiär nach innen ziehen und sich hier bald verästeln und miteinander anastomosieren, so daß in der Mitte ein vielfach durchbrochenes Gerüstwerk entsteht, das man in seiner Gesamtheit als Trabekularsystem bezeichnet (im Schema schwarz). Es vereinigt sich im Hilus zu einer zusammenhängenden Bindegewebsmasse, welche die austretenden Lymph-

gefäße, die Blutgefäße und Nerven, sowie häufig Fettzellen in größerer Menge umschließt.

In den Lücken dieses Trabekularsystems, sie nicht ganz ausfüllend, findet sich, an feinen Fäden aufgehängt, ein zweites System, das als Follikularsystem (grau) bezeichnet wird.

Es besteht aus adenoidem Gewebe, d. h. aus einem engmaschigen Retikulum als Grundlage, dessen Maschenräume so vollgepfropft sind mit Lympho- und Leukozyten, daß das Retikulum als solches nicht sichtbar ist. Es wird erst sichtbar, wenn man die Lymphzellen durch Pinseln oder Schütteln an uneingebetteten Schnitten entfernt (Fig. 141) oder wenn man es in dünnen Schnitten spezifisch färbt oder besser nach Bielschowsky mit Silber imprägniert.

Das adenoide Gewebe bildet unter der Kapsel rundliche oder eiförmige Körper, die sog. Rindenknötchen, welche nach innen zu unmittelbar in strangartige, netzförmig verbundene Massen, die Follikularstränge, übergehen. So lassen diese Lymphknoten schon makroskopisch einen Gegensatz von Rinden- und Marksubstanz erkennen, der jedoch nur auf einer verschiedenen Anordnung wesentlich gleicher Teile beruht, beim Rind allerdings noch durch eine bräunliche Pigmentierung der Marksubstanz erhöht wird. Die Gesamtheit der Zwischenräume zwischen dem Trabekular- und dem Follikularsystem stellt die Lymphbahnen (weiß) dar, in welche sich die Vasa afferentia eröffnen und aus welchen die Vasa efferentia hervorgehen.



Fig. 383. Teil eines Rindenknötchens mit Keimzentrum von einem mesenterialen Lymphknoten vom Erwachsenen. Pikrinsublimat. H. E. *k* Kapsel; *kc* Keimzentrum mit mannigfaltigen Kernformen, zum Teil degenerierenden Kernen und Zellen mit tingiblen Körpern *t*; *l* Lymphozyten in Reihen geordnet; *s* Lymphsinus. V. 325. (v.E.)

Der Lymphknoten ist also wie ein Labyrinth eingeschaltet in den Verlauf der Lymphgefäße.

Den Aufhängeapparat des Follikularsystems innerhalb des Trabekularsystems bildet das Retikulum der Lymphbahn, gröbere Bälkchen, die teils direkt von der Kapsel abgehend die schalenartigen Rindensinus durchsetzen (auf ihrem Wege gelangen auch elastische Fäserchen ins Innere), teils von den Trabekeln entspringen und durch die zirkumfollikuläre Lymphbahn hindurch ausgespannt erscheinen.

Das Retikulum des adenoiden Gewebes (vgl. S. 122) ist viel zarter, hängt allenthalben mit den Kapillaren und gröberen Gefäßwänden zusammen und verdichtet sich an der Oberfläche der Rindenknötchen und Follikularstränge zu einer Art von Grenzmembran.

Das Endothel der zuführenden Lymphgefäße setzt sich auf die Wandungen der Lymphbahn fort, scheidet auch deren Retikulumbälkchen ein und überzieht in geschlossener Lage die Oberfläche der Rindenknötchen und Follikularstränge.

Diese Endothelzellen sind phagozytärer Natur und können sich mit den mannigfachsten Fremdkörpern beladen (Fettröpfchen, roten Blutkörperchen, Pigmentkörnchen, von außen eingeschwemmten Ruß- und Kohlenteilchen, Bakterien), gelegentlich auch

als freie Phagozyten in die Lymphbahn gelangen. Daher ist die Bedeutung der Lymphknoten als die von Filtrationsapparaten eine ganz wesentliche.

Sie wurde zuerst an Tätowierten festgestellt (R. Virchow), bei denen man die in die Haut eingeriebenen Farbpulver (Zinnober, Kohle) in den nächstgelegenen (regionären) Lymphknoten abgelagert fand. Ähnlich findet man die bronchialen Lymphknoten stets mit eingeatmeten Ruß- und Kohlenteilchen erfüllt. Bei Infektionen spielt diese Filtereigenschaft die größte Rolle.

Die wichtigste Bedeutung besitzen die Lymphknoten aber als Keimstätten von Lymphozyten (W. Flemming). In voll vegetierenden Knoten (Fig. 383) lassen die Rindenknötchen helle, zellärmere Zentren erkennen, welche von einer dunkleren, aus dicht gedrängten Rundzellen bestehenden Rinde umschlossen werden. Dies sind die

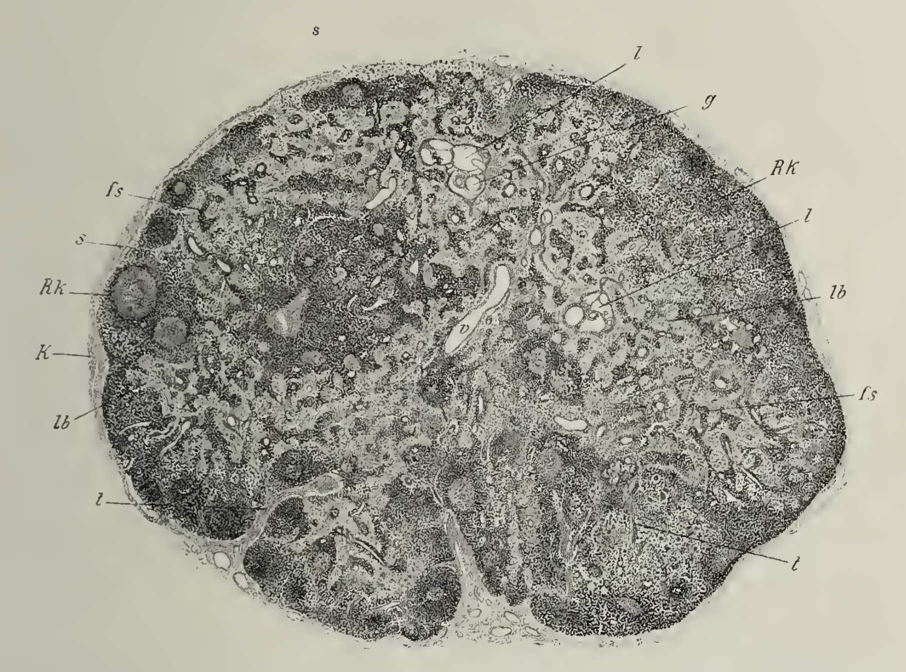


Fig. 384. Querschnitt durch einen Lymphknoten des Halses von einem 8jähr. Knaben. Pikrinsublimat. H. E. *K* Kapsel; *Rk* Rindenknötchen, zum Teil mit Keimzentren; *fs* Markstränge (dunkel); die größeren leeren Lücken *l* entsprechen ausführenden Lymphgefäßen, die zum Teil Blutgefäße *g* umscheiden; *lb* Lymphbahnen (licht); *s* Lymphsinus; *t* Trabekel; *v* Vene. V. 13. (v. E.)

Keimzentren. An ihrer Oberfläche finden sich reichlich Mitosen, während sie im Inneren Bindegewebe und Degenerationsbilder dieses, sowie auch zerfallende Leukozyten, deren Reste sich stark färben (tingible Körper von Flemming), enthalten. Sonst finden sich Mitosen auch noch verstreut in den Marksträngen.

Diese Keimzentren fehlen bei ganz jungen Tieren und schwinden auch im höheren Alter fast ganz (Baum und Hille).

Ein Teil der in den Keimzentren erzeugten Lymphozyten tritt in die Lymphbahn über, wie der größere Reichtum der ausführenden Gefäße an körperlichen Elementen gegenüber den zuführenden beweist. Aber auch ein Übertritt in die Blutbahn findet statt. Unterbindet man zu- und abführende Gefäße, so werden die Lymphknoten nicht größer, sondern atrophieren.

Die Lymphknoten des Menschen (Fig. 384) und vieler Säugetiere (Affe, Hund, Katze, Kaninchen) sind nicht so schematisch gebaut wie jene des Rindes. Vor allem

ist das Trabekularsystem schwächer entwickelt, oft auf wenige Bälkchen reduziert. Auch fließen die Rindenknötchen vielfach zusammen.

Die Lymphbahn verläuft zwischen den Rindenknötchen und den Follikularsträngen teils ohne trennende Trabekel.

Die Blutgefäße der Lymphknoten sind sehr reichlich. Die starken Arterien dringen vom Hilus ein, schwächere auch durch die Rinde. Sie verlaufen in den Trabekeln, welche sehr arm an Kapillaren sind und dringen aus diesen durch die Lymphbahn in die Markstränge und Rindenknötchen ein. Hier lösen sie sich in ein reichliches, oberflächliches Kapillarnetz auf, an das sich die Ausläufer der Retikulumzellen ansetzen.

Die Venen verlaufen mehr in der Tiefe und treten größtenteils mit den Arterien im Hilus aus, teilweise auch durch die Kapsel.

Die Nerven sind im wesentlichen für die Gefäße bestimmt und bilden Geflechte um die Arterien. Auch Kapsel und Trabekel erhalten einzelne Ästchen.

Normalerweise enthalten die Lymphknoten Lymphe in ihren Bahnen. Nicht selten tritt aber auch Blut über in die Lymphe; namentlich ist dies in den Lymphknoten der unteren Rumpfhälfte, neben der Lendenwirbelsäule der Fall (Herbst, 1844).

Regelmäßig finden sich solche bluthaltige Lymphknötchen bei Schaf und Rind in dieser Gegend; man hat sie als Blutlymphdrüsen (Haemolymphoglandulae) von den weißen Lymphdrüsen abzutrennen versucht.

Weidenreich hat für sie das Vorhandensein von zuführenden Lymphgefäßen geleugnet und läßt an ihrer Stelle sich Venen in die Lymphbahn ergießen. Wie v. Schumacher 1912 gezeigt hat, müssen hier zwei Fälle unterschieden werden: Es gibt in der Tat Lymphknoten, bei denen die zuführenden Lymphgefäße nicht zur Entwicklung gelangt oder rückgebildet worden sind. Andererseits können sowohl typische Lymphknoten zeitweilig bluthaltig, für das freie Auge schwarzrot bis hellrot erscheinen, indem in ihre Sinus durch die Vasa afferentia bluthaltige Lymphe gelangt oder die Blutkörperchen durch Diapedese aus den dünnwandigen Venen- und Kapillarnetzen in die Sinus übertreten[1]). Solche rote Lymphknoten können wieder weiß werden, wenn die bluthaltige Lymphe durch die Vasa efferentia wieder abgeführt worden ist.

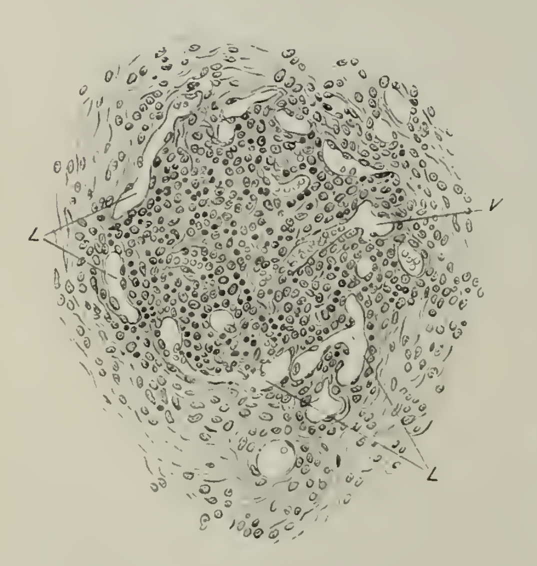


Fig. 385. Anlage einer retroperitonealen Lymphdrüse. Schaffetus. *L* den Marginalsinus bildende Lymphgefäße; *V* austretende Vene. V. 165. (Nach v. Schumacher.)

Aber auch Lymphknoten ohne Lymphgefäße können Blut in ihren, meist stark erweiterten Sinus enthalten und diese allein stellen die echten Blutlymphdrüsen oder Blutknoten (H. Rabl) dar.

Nach H. Rabl (1913) werden die Blutlymphdrüsen bereits als solche angelegt und führen schon von Anfang an Blut, das durch blutführende Lymphgefäße oder nach anderen (Sabin) Venen hineingelangen soll.

Die ersten Lymphgefäße sind Spalten im Mesenchym, die erst sekundär mit der Jugularvene in Verbindung treten (Huntington), so daß sie dann wie Venensprossen erscheinen.

Entwicklung der Lymphknoten.

Sie ist nicht an ein bestimmtes Alter gebunden; wahrscheinlich können noch postfetal Lymphknoten entstehen.

---

1) Die große Durchlässigkeit der Gefäße wird auch durch den Umstand bewiesen, daß bei Injektion von den Blutgefäßen aus leicht Extravasate auftreten. Damit hängt auch der häufige Befund von zugrunde gehenden roten Blutkörperchen in den Lymphknoten, das Vorkommen von blutkörperchenhaltigen Zellen (Phagozyten) zusammen.

Sie treten als kleine, nicht scharf begrenzte Knötchen von dichter gelagerten Zellen auf, die teils chromatinarme, epitheloide Kerne besitzen, teils schon das Aussehen von Lymphozyten zeigen (Fig. 385).

Eine zutretende Arterie löst sich im Inneren dieses Knötchens in ein Netz weiter, kapillarer Venen auf, während in der Umgebung der Anlage sich ein Lymphgefäßnetz (Marginalplexus) befindet, das mit weiter entfernten Lymphgefäßen in Verbindung steht. Aus diesem Netz dringen Sprossen in die zellige Anlage, welche vollständig durchwachsen wird, wodurch die Lymphbahnen entstehen, während der Marginalplexus zum Rindensinus wird. In ihm, wie in den Lymphbahnen, entwickelt sich das Retikulum erst sekundär aus den Endothelzellen, ist somit zunächst rein zelliger Natur.

Die zu- und abführenden Lymphgefäße bleiben in der Regel als solche erhalten. Sie können aber auch ihre Verbindung mit dem Randsinus verlieren, indem sie bei der Kapselbildung, die durch Verdichtung des umgebenden Mesenchyms erfolgt, abgeschnürt werden. So entstehen Lymphknoten ohne Lymphgefäße; enthalten ihre Sinus Blut, dann stellen sie Blutlymphdrüsen dar. Als Zeichen jugendlicher, in Entwicklung befindlicher Lymphknoten gelten: schwach entwickelte Kapsel und besonders Trabekel, sowie das Fehlen von Keimzentren.

Die peripheren Lymphknötchen.

Während die echten Lymphknoten stets in den Verlauf von Lymphgefäßen eingeschaltet sind und nur bei den Säugetieren reicher entwickelt vorkommen, findet man weiter verbreitet, auch bei niederen Wirbeltieren, Ansammlungen adenoiden Gewebes.

Sie können in Form vereinzelter, rundlicher Knötchen, z. B. um die Ausführungsgänge von Drüsen des Rachens, der Luft- und Speiseröhre, im Magen und Darm, in der Bindehaut des Auges, in der Vagina, oder in Gestalt gehäufter solcher Knötchen, wie in den sog. Tonsillen oder Mandeln des Gaumens, des Rachens, um die Mündung

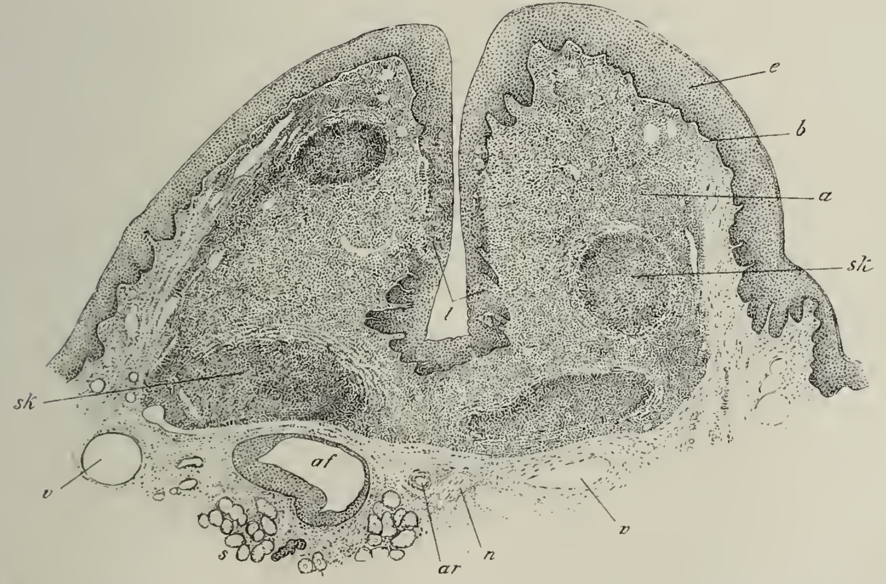


Fig. 386. Senkrechter Schnitt durch eine Balgdrüse der Zungenwurzel. *a* adenoides Gewebe; *af* Ausführungsgang einer Schleimdrüse; *ar* Arterie; *b* Bindegewebe der Schleimhaut mit Papillen; *e* Pflasterepithel; *l* Epithel der Grube mit von Leukozyten durchwuchertem Epithel; *n* Nerv; *s* Alveolen einer Schleimdrüse; *sk* Sekundärknötchen; *v* Venen. V. 40. (v. E.)

der Ohrtrompete, am Zungengrunde, in den Payerschen Haufen des Ileums, im Sinus Morgagni des Kehlkopfes, vorkommen und werden als periphere Lymphknötchen zusammengefaßt.

Sie liegen meist ganz oberflächlich oder reichen so dicht ans Epithel der betreffenden Schleimhaut, daß sie oft unmittelbar von diesem überzogen werden. Sie können deutliche Keimzentren zeigen, doch ist deren Vorhandensein, wie die Entwicklung der peripheren Lymphknötchen überhaupt, individuellen Schwankungen unterworfen und hängt auch vom Alter und vom Ernährungszustande des Individuums ab.

Wie Mitosen in den Keimzentren beweisen, findet in diesen Organen eine Vermehrung von Lymphzellen statt; diese gelangen jedoch nur zum Teil in die Lymphbahn. Ein großer Teil durchwandert das die Lymphknötchen überziehende Epithel und gelangt so an die Oberfläche der Schleimhäute.

Bei diesem Durchwanderungsvorgang kann der Zusammenhang der Epithelzellen, besonders wenn es sich um ein geschichtetes Pflasterepithel, wie bei den Zungenbälgen, Gaumenmandeln usw. handelt, sehr gelockert, ihre Grenze gegen das Lymphknötchen ganz verwischt werden (vgl. S. 85 u. f.).

An der Oberfläche werden die peripheren Lymphknötchen von weitmaschigen Lymphkapillarnetzen umsponnen, die nach außen in Lymphgefäße übergehen, während im Inneren Lymphgefäße fehlen.

An manchen Stellen, wie z. B. im Caecum des Kaninchens können sackartige Erweiterungen dieser Lymphkapillaren zu förmlichen Sinus zusammenschließen, welche die Knötchen schalenförmig umgeben.

Die Tonsilla lingualis, Zungenmandel, besteht aus einer großen Anzahl rundlicher Lymphknötchen (Fig. 386), welche an der Zungenwurzel, hinter den Papillae circumvallatae, die papillenlose Schleimhautoberfläche bald halbkugelig, bald mehr flachhöckerig vorwölben. Jedes solche Knötchen, das man auch als Balgdrüse bezeichnet hat, zeigt in der Mitte eine kraterförmige Einziehung, die Balghöhle, in welche ein Ausführungsgang der darunter gelegenen Schleimdrüsen einmündet. Das Epithel, welches diese Balghöhle begrenzt, ist reichlich von Leukozyten durchwuchert, die Grenze zwischen beiden Geweben oft verwischt. Dagegen ist die Grenze zwischen dem Epithel der papillentragenden Schleimhaut und dem adenoiden Gewebe im Bereiche der Erhebung kenntlich, wenn auch beide fast aneinander stoßen. Die Knötchen können mehrere kugelige Keimzentren enthalten, welche von weiten Lymphkapillaren umgeben sind. Die Abgrenzung der Knötchen nach unten erfolgt durch konzentrische Lamellen von Bindegewebe und ist trotz zwischengelagerter Leukozyten ziemlich scharf.

Die Tonsilla palatina, Gaumenmandel (Fig. 387), liegt zwischen den Gaumenbögen. Die tiefen Furchen und zahlreichen Buchten, welche sich in die Mandel einsenken, werden wieder von geschichtetem Epithel ausgekleidet, unter welchem ein zusammenhängendes Lager von adenoidem Gewebe sich findet, das bei jugendlichen Individuen eine überaus große Anzahl von Keimzentren und Sekundärfollikeln aufweisen kann. Die bindegewebige Grundlage zwischen den Buchten und Furchen innerhalb des Organes ist auf dünne Blätter beschränkt.

Gegen die Umgebung erscheint das Organ durch verdichtetes Bindegewebe ziemlich scharf abgegrenzt. In den Furchen und Buchten findet wieder reichliche Durchwanderung von Leukozyten durch das gelockerte, oft ganz zersprengte Epithel statt, von dem ganze, zusammenhängende Gruppen isoliert werden können.

Zum Unterschied von den Zungenbälgen fehlen hier in die Furchen einmündende Drüsenausführungsgänge fast ganz. Vielmehr erscheinen die reichlichen Schleimdrüsen durch die Mandel zur Seite gedrängt.

Bei älteren Leuten findet man an Stelle der Mandeln oft nur wenige, seichte, verzweigte, vom geschichteten Pflasterepithel ausgekleidete Schleimhautfurchen, in deren Umgebung diffuse Einlagerungen von Leukozyten gesehen werden (Fig. 388).

Die Tonsilla pharyngea, Rachenmandel, ist eine wenig scharf abgegrenzte Ansammlung von adenoidem Gewebe am Rachendache, teils um mit Epithel ausgekleidete Furchen und Falten der Schleimhaut, teils um Drüsenausführungsgänge[1]). Das

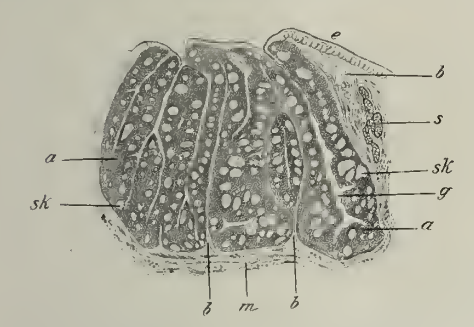


Fig. 387. Vollvegetierende Tonsille eines 15jähr. Knaben am senkrechten Durchschnitt. *a* adenoides Gewebe; *b* Bindegewebe der Schleimhaut; *e* geschichtetes Pflasterepithel; *g* Buchten der Tonsille; *m* quergestreifte Muskelfasern; *s* Schleimdrüse; *sk* Keimzentren. V. $2^1/_4$. (v. E.)



Fig. 388. Gaumenmandel eines 45 jähr. Mannes am senkrechten Durchschnitt. *a* adenoides Gewebe; *b* Bindegewebe; *e* geschichtetes Pflasterepithel; *g* Gruben mit Epithel. V. $2^1/_2$. (v. E.)

oberflächliche Epithel ist zum Teil noch geschichtetes Pflasterepithel, teils zeigt es Übergänge zu dem mehrreihigen Zylinderepithel, welches die Furchen auskleidet. Auch hier können Keimzentren beobachtet werden, daneben aber auch diffuse, adenoide Einlagerungen. Solche ziehen beiderseits bis an die Mündung der Ohrtrompeten. Hier können sie sich wieder zu einer mächtigen adenoiden Einlagerung, welche die ganze Tubenmündung umgibt und auch Keimzentren oder Sekundärknötchen enthält, verstärken.

Dies ist die Tonsilla tubaria oder Tubenmandel. Das Epithel ist hier bereits das mehrreihige Zylinderepithel des Respirationstraktes, erscheint vielfach in tiefe Gruben eingesenkt, in welche auch Ausführungsgänge von gemischten Drüsen einmünden. Die Basalmembran des Epithels ist stellenweise sichtbar, vielfach aber infolge der reichlichen Durchwanderung von Lymphozyten vollkommen aufgelöst.

Als Tonsilla laryngea, Kehlkopfmandel, wird eine Ansammlung von Lymphknötchen, die gelegentlich Keimzentren besitzen, in der Wand der Kehlkopftasche (Sinus Morgagni) bezeichnet.

Bei Wasservögeln, aber auch bei verschiedenen Säugetieren (Rhesusaffe, Schwein) findet sich am kaudalen Ende des Ösophagus eine reichliche, lymphoide Infiltration, sowohl als diffuse, als auch in Form solitärer, oft mächtig entwickelter Knötchen, in denen mehrere Keimzentren vorkommen können. Die Knötchen liegen meist über der Muscularis mucosae, können diese aber auch durchbrechen. Man hat die Gesamtmasse dieses adenoiden Gewebes als Tonsilla oesophagea bezeichnet. Auch beim Menschen kann gelegentlich eine solche beobachtet werden.

Endlich hat man auch von diffusem adenoidem Gewebe gesprochen und als solches z. B. die Magen- und Darmschleimhaut aufgefaßt. Reichliche Infiltration mit Leukozyten zeigt auch die Schleimhaut des Respirationstraktes.

Die Milz.

Die Milz zeigt in mancher Beziehung Analogien mit den Lymphknoten, doch spielt in ihr das Blutgefäßsystem die Hauptrolle, während die lymphoiden Anteile mehr zurücktreten.

1) Die in die Furchen oder an der Oberfläche ausmündenden Drüsen sind gemischter Natur.

Auch sie wird an ihrer Oberfläche von einer derben, fibrösen Kapsel (im Schema Taf. IX, Fig. 382, schwarz) umschlossen, die jedoch noch vom Peritoneum überzogen erscheint; sie enthält auch elastische Elemente und, besonders bei manchen Tieren reichliche, glatte Muskelzellen beigemengt.

Von dieser Kapsel gehen stärkere Balken, Trabekel, nicht aber flächenhafte Scheidewände, wie in den Lymphknoten, ab, welche unter mannigfachen Verästelungen und Anastomosen die ganze Milz durchsetzen und mit der Kapsel der gegenüberliegenden Fläche zusammenhängen.

Die Lücken dieses, schon an Durchschnitten der frischen Milz in Form weißlicher Stränge sichtbaren Trabekularsystems (im Schema schwarz) sind ganz unregel-

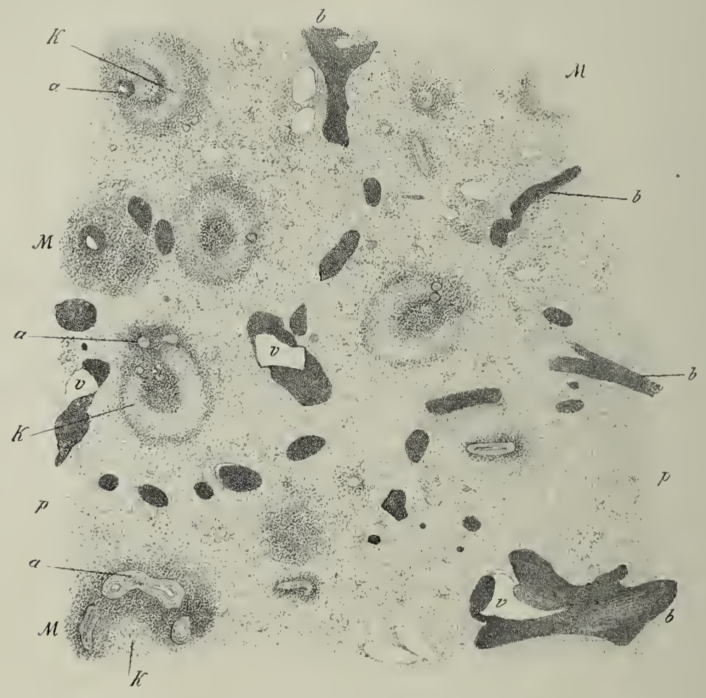


Fig. 389. Schnitt durch die Milz parallel zur Oberfläche; vom Hingerichteten. Müllers Flüssigkeit. *M* Malpighische Körperchen mit Arterien (*a*) und Keimzentren (*K*); *b* Milzbalken, zum Teil mit eindringenden Venen (*v*); *p* Milzpulpa, zum Teil mit größeren Venen, welche als leere Räume dargestellt sind. V. 33. (v. E.)

mäßig und lassen einen Gegensatz zwischen den peripheren und mittleren Teilen nicht erkennen. Durch Auskneten der frischen Milz in Wasser läßt sich das Trabekularsystem nahezu isoliert darstellen, nur sieht man an ihm noch verästelte Fäden von weniger rein weißer Farbe hängen, welche vielfach kugelige oder spindelförmige Verdickungen zeigen, aus welchen pinselartig feinere Fäden in großer Anzahl hervorragen.

Diese rundlichen oder länglichen, oft auch gegabelten Knötchen sind ebenfalls schon mit freiem Auge als weißliche Gebilde in dem sonst dunkelrotbraunen Gewebe der Milz sichtbar und werden als Malphigische Knötchen oder Körperchen, die pinselförmigen Anhänge als Penicilli bezeichnet.

Die Zwischenräume zwischen dem Trabekularsystem und den Milzknötchen werden von einer rotbraunen, zerfließlichen Masse, der Milzpulpa, erfüllt. In ihr sind aber

auch eigentümliche Blutbahnen, die kapillaren Milzvenen (im Schema blau), enthalten. Diese bilden ein dichtmaschiges Netzwerk[1]), dessen Lücken von einem ebenfalls netzförmig verbundenen Strangweik, den Pulpasträngen (im Schema farblos), ausgefüllt werden.

Beide Netzwerke sind also durcheinander hindurchgesteckt, ähnlich wie Follikular- und Trabekularsystem in den Lymphknoten, nur daß zwischen Pulpasträngen und kapillaren Milzvenen keine Zwischenräume bestehen.

Wesentlich für das Verständnis der Milz ist das Verhalten ihres Blutgefäßsystems.

Die Aterien treten im Hilus ein, mit ihnen Lymphgefäße und reichliche sympathische Nerven; die Venen treten hier gleichzeitig aus. Die Arterien verästeln sich baumartig, ohne seitliche Anastomosen einzugehen, also als sog. Endarterien in den gröberen Trabekeln, innerhalb welcher sie ihre eigenen, stark muskulösen Wandungen besitzen. Mit ihnen verlaufen anfangs die größeren Venen, welche außer dem Endothel keine eigenen Wandungen aufweisen, also nur eingegraben in die Trabekel sind (Fig. 389). Weiterhin trennen sich die Arterien von den Venen; der ersteren, von den Trabekeln gelieferte adventitiale Hülle wird immer dünner und lockert sich schließlich zu einem Retikulum auf, dessen Maschen von reichlichen Lymphozyten erfüllt werden. Sie erhalten also eine Adventitia aus adenoidem Gewebe, welches die erwähnten Malpighischen Knötchen bildet. Diese sind also umschriebene, kugelige oder spindelförmige Ansammlungen adenoiden Gewebes, innerhalb[2]) welcher sich die Arterien immer feiner verästeln, bis sie pinselartig zerfallend (Pinselarterien, Penicilli) aus ihnen heraus- und in die Pulpa hineintreten, wo sie unmittelbar kapillar werden.

Bevor dies der Fall ist, zeigen die präkapillaren Arterien auf kürzere Strecken Verdickungen ihrer Wandungen durch faserige Längslagen, weshalb sie als Hülsenarterien (Fig. 390) bezeichnet werden.

Die Kapillarhülsen scheinen Verschlußvorrichtungen zu sein, ähnlich wie sie an den arterio-venösen Anastomosen vorkommen.

Das weitere Verhalten der Blutgefäßwandungen ist Gegenstand auseinandergehender Meinungen.

Eine Auffassung tritt für die geschlossene Blutbahn ein und läßt die Kapillaren direkt in das Netz der kapillaren Milzvenen einmünden, aus welchen das Blut sich durch Venen, deren Wand nur aus Endothel besteht, in die Trabekelvenen

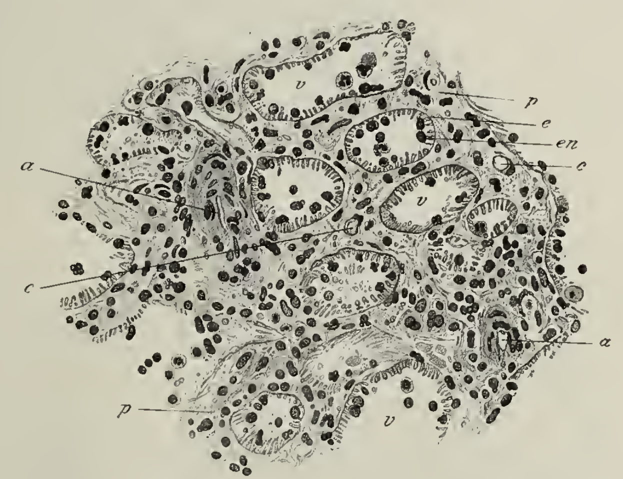


Fig. 390. Schnitt durch eine blutleere Milz (wie in Fig 393); Sublimat. H. E. *a* Hülsenarterien; *c* arterielle Kapillaren in den Pulpasträngen; *e* der letzteren Grenze; *en* Endothel; *p* Pulpastränge; *v* kapillare Venen. V. 325. (v. E.)

1) Daher ist die in neuerer Zeit für sie eingeführte Bezeichnung »Milzsinus«, welche schalenartige Räume voraussetzen würde, nicht zutreffend. Der Name »kapillare Milzvenen« soll besagen, daß sie das Blut aus Kapillaren aufnehmen und den Bau von solchen besitzen (Billroth).

2) Die Arterien können aber streckenweise ganz oberflächlich an den Lymphknötchen verlaufen oder letztere können in Gabeln der Arterien sitzen, so daß die Bezeichnung Zentralarterien, welche von mancher Seite diesen Arterien verliehen wird, nicht immer zutreffend ist.

ergießt. Schlitzt man diese auf, so erscheinen die Eintrittsstellen dieser dünnwandigen Venen wie Löcher, die als Stigmata Malpighi bekannt sind.

Die Wandung der kapillaren Milzvenen wird verschieden dargestellt. Nach einer Anschauung besteht sie 1. aus einem eigentümlichen Endothel, 2. aus einem zarten Grund- oder Grenzhäutchen und 3. aus zirkulären Verstärkungsfasern, die mit dem Retikulum der Pulpastränge zusammenhängen und sich mit Elastinfarbstoffen, aber auch mit Bindegewebsfärbungen deutlich darstellen lassen (Fig. 391).

Die Endothelzellen sind lange und dünne faser- oder stäbchenartige Gebilde (Fig. 392, *3*) mit einem Kern in der Mitte, der in der Profilansicht soweit nach innen



Fig. 391. Aus der Milzpulpa eines Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit, saur. Orceïn. *KV* kapillare Milzvenen längs, *KV'* quer; *PS* Pulpastränge; *Q* quergetroffene Ringfasern; *RF* Ringfasern von der Fläche. V. 380.

vorspringt, daß er wie in einem protoplasmatischen Anhang der Zelle zu liegen scheint. Der Zellkörper zeigt eine deutliche Längsstreifung durch eingelagerte stärkere Fibrillen (1).

Diese Zellen fallen in der Leichenmilz ungemein leicht ab und werden beim Zerzupfen massenhaft gefunden. Sie sind dann meist bogenförmig gekrümmt[1]), wobei der Kern an der konkaven Seite vorspringt, wie oben geschildert wurde, während er bei der Flächenansicht der Zellen sich jederseits über die Längskontur dieser vorzuwölben scheint (*4*).

In der Profilansicht erscheint der Außenrand der Zellen in der Regel als stark lichtbrechender, wie kutikularer, in ziemlich gleichmäßigen Abständen unterbrochener, schmaler Saum, der bald von einer Reihe aufgesetzter flacher Bogen, bald mehr von einer solchen von rundlichen Höckerchen gebildet wird. In der Flächenansicht machen

1) Sie wurden daher von mancher Seite als »Kipfelzellen« bezeichnet; doch kommen auch gerade gestreckte Formen zur Ansicht. Man hat sie auch »Milzfasern« genannt.

diese kutikularen Differenzierungen bald den Eindruck flacher Querbänder, bald den von Querwülstchen. Sie lassen sich mit Eisenhämatoxylin oder nach der Bindegewebsfärbung von Mallory scharf färben und verleihen den Faserzellen im Flächenbild ein quergestreiftes Aussehen (*1*, *4*).

Denkt man sich diese Zellen dicht aneinander schließend, so müssen die kutikularen Wülstchen sich zu ringförmig die Kapillaren umgebenden, faserartigen Zügen vereinigen, während die dünne, protoplasmatische Zwischenschicht zwischen ihnen und den Längsfibrillen als geschlossenes, dünnstes Häutchen imponieren könnte.

Man könnte sich also vorstellen, daß sowohl Grundhäutcheu als Ringfasern keine realen, isolierbaren Gebilde seien, sondern nur durch die eigentümliche Struktur der Endothelzellen bedingt erscheinen.



Fig. 392. Isolierte Elemente der menschlichen Milz. *1* eine Gruppe von vier nebeneinanderliegenden Endothelzellen, welche neben einer deutlichen Längsstreifung auch eine Querstreifung zeigten, frisch in $^{3}/_{4}\%$ NaCl; *2—4* solche Endothelzellen mit Chromosmiumessigsäure fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt; *2* Bruchstück im Profil; *4* von der Fläche; *5* eine Retikulumzelle, frisch in NaCl; *6* Plasmazellen; *7* mit Blutpigmentschollen gefüllter Phagozyt; *8* freie Pigmentscholle. V. 740.

In der Tat wird von neueren Autoren das Vorhandensein eines Grundhäutchens bestimmt in Abrede gestellt.

Am Vorhandensein zirkulär umspinnender Fasern, da und dort, jedoch nicht überall, kann aber nicht gezweifelt werden; die erwähnten Randhöckerchen der Endothelzellen müßte man sich dann zwischen den Ringfasern gelegen denken.

Die Endothelzellen sind höchstwahrscheinlich kontraktile Elemente, was auch ihre leichte Isolierbarkeit, ihre Bogenform im isolierten Zustande u. a. erklären würde.

Nach einer anderen Auffassung sollten die kapillaren Milzvenen eine retikulär gebaute Wand ohne Grundhäutchen besitzen, so daß das Blut durch die Lücken dieses Retikulums in die Pulpa gelangen würde. Die Milz besäße demnach eine wandungslose Blutbahn und wäre einem Schwamme vergleichbar, der nur durch die Milzkapsel abgedichtet ist.

Gegen eine solche Auffassung spricht aber eine Reihe von Gründen.

Einmal enthalten die Pulpastränge meist eine viel geringere Anzahl von roten Blutkörperchen als die Venen, die recht wohl durch Diapedese dorthin gelangt sein können.

Unter günstigen Umständen gelingt die Injektion der kapillaren Milzvenen von der Arterie aus ohne Extravasat; wo dies nicht der Fall ist, muß an den Widerstand der Hülsenarterien gedacht werden.

Die Pulpastränge besitzen eine saure Reaktion (Kölliker), das Blut schwach alkalische.

Das Vorkommen von Lymphgefäßen, welche mit den Arterien verlaufen und in sinusartig die Malpighischen Knötchen umgebende Kapillaren übergehen, ist ebenfalls nicht mit der offenen Blutbahn vereinbar.

Die Pulpastränge (Fig. 393) bestehen aus einem Retikulum, das teils faseriger, teils zelliger Natur ist. Gelegentlich findet man in der frisch zerzupften menschlichen Milz verästelte Zellen mit bläschenförmigem, chromatinarmen Kern (Fig. 392, *5*), die dem Retikulum angehören. In seinen Maschenräumen finden sich Zellen von verschiedenem Charakter eingelagert: Leukozyten verschiedenster Form (ein- und polymorphkernige, gekörnte und ungekörnte, und zwar sowohl eosinophile als basophile), Megakaryozyten, Plasmazellen (*6*), Erythrozyten und deren Untergangsformen, die zum Teil in Phagozyten eingeschlossen sein können (blutkörperchenhaltige Zellen); letztere können aber auch nur mehr von Pigmentschollen erfüllt sein (*7*). Daneben finden sich auch freie Pigmentschollen (*8*). Bei jugendlichen Individuen können aber auch Entwicklungsstadien roter Blutkörperchen, Erythroblasten, reichlich in den Pulpasträngen vorkommen.



Fig. 393. Aus der Pulpa einer blutleeren Milz vom Menschen (26jährig. ♀, Tod durch Verbluten). Mallorys Bindegewebsfärbung. *P* Pulpastränge mit Retikulum; *PA* Pinselarterien im Durchschnitt; *T* Trabekel; *V* kapillare Venen. V. 110.

Endlich finden sich bei allen Tieren zahllose kleine Körnchen eiweißartiger Natur, die frei in der Pulpa liegen und Molekularbewegung zeigen, über deren Bedeutung man jedoch nichts Bestimmtes weiß.

In der menschlichen Milz kann ihr Vorkommen auffallend wechseln; oft sind sie sehr zahlreich, dann vermißt man sie wieder fast ganz. Man hat sie in neuerer Zeit mit den Blutplättchen in Zusammenhang gebracht; doch unterscheiden sie sich von diesen wesentlich durch ihre Widerstandsfähigkeit, den Mangel an Klebrigkeit usw., was aber nicht ausschließen würde, daß es sich um Entwicklungsformen von solchen handeln könnte.

Die Malpighischen Körperchen sind an die Verästelung der kleineren Arterien gebunden. Sie messen 0,2—0,7 mm im Durchmesser, bestehen aus typischem adenoidem Gewebe, sind solitäre Lymphknötchen. Die Arterien können mitten hindurch gesteckt erscheinen oder die Knötchen bilden seitliche Anhänge der Arterien.

Sie können Keimzentren (Fig. 389) zeigen und sind veränderliche Gebilde, die bald reichlich, bald wenig entwickelt sind. Sie besitzen ein Netz von Kapillaren, doch fehlen ihnen Venen.

Die Lymphgefäße der Milz sind oberflächliche, welche reichliche Netze in der Kapsel bilden und tiefe, welche mit den Arterien in den Trabekeln verlaufen

und wahrscheinlich aus Kapillaren der Malpighischen Körperchen entspringen (Tomsa). Nach anderen Angaben (Baum) sollen dem Parenchym der Milz Lymphgefäße fehlen und nur der Kapsel zukommen.

Die Nerven der Milz sind sehr reichlich und treten als vorwiegend marklose Stränge, welchen spärliche markhaltige Fasern beigemengt sind, am Hilus ein. Sie sind größtenteils für die Muskeln der Arterien und Trabekel bestimmt und bilden hier Endgeflechte. Doch gehen auch feinste Fäserchen in die Pulpa und bilden hier Plexus, wahrscheinlich für die Wandungen der kapillaren Venen. Ganglienzellen sind im Innern nicht nachgewiesen.

Die funktionelle Bedeutung der Milz ist nicht zu jeder Zeit die gleiche. Bei jugendlichen Individuen ist sie ein blutbildendes Organ, indem in der Pulpa Erythroblasten in großer Menge vorhanden sind. Beim Erwachsenen kann sie nach starken Blutverlusten (wiederholten Aderlässen), Bizzozero und Salvioli) wieder hämatopoetisch werden. Sonst ist sie Stätte des Unterganges roter Blutkörperchen, welche durch Diapedese in die Pulpa gelangen und hier zerfallen; sie steht in Beziehung zur Hämoglobinbildung, da sie sehr viel Eisen enthält.

Auch weiße Blutzellen werden in ihr gebildet, wie der enorm gesteigerte Gehalt der Milzvenen an Leukozyten beweist. Endlich wurde sie, wie erwähnt, mit der Bildung der Blutplättchen in Zusammenhang gebracht.

Die Drüsen mit innerer Sekretion (endokrine Drüsen, Blutgefäßdrüsen).

Sie zeigen eine gewisse physiologische Verwandtschaft mit Lymphknoten und Milz insofern, als in diesen Zerfallsprodukte roter (blutkörperchenhaltige Zellen, Pigmentschollen) und weißer Blutkörperchen (tingible Körperchen) ausgelaugt und wieder für den Stoffwechsel auf dem Wege des Kreislaufes nutzbar gemacht werden, wie es der Zusammenhang der Milz mit der Hämoglobinbildung deutlich zeigt.

Das Wesen der Drüsen mit innerer Sekretion besteht nun darin, daß es sich um vorwiegend epitheliale Bildungen mit sekretorischer Funktion handelt, welche aber keine Ausführungsgänge besitzen, sondern ihr Sekret unmittelbar an die Blutbahn abgeben. Das sichert ihnen einen wesentlichen Einfluß auf die chemische Zusammensetzung des Blutes und damit auf den Gesamtstoffwechsel. Besonders auffallend ist die Fernwirkung dieser Organe durch Reizstoffe, sog. Hormone[1]) (Bayliss und Starling) auf andere Organe des Körpers.

Hierher gehören die Thymus-, die Schilddrüse, die Beischilddrüse (Epithelkörper), die ultimobranchialen Körperchen, der drüsige Abschnitt der Hypophyse, die Epiphyse, die intertubulären Zellhaufen im Pankreas, die Nebenniere mit ihrem Rindenanteil. Streng genommen ist auch das chromaffine Gewebe hierher zu rechnen, also die Marksubstanz der Nebenniere und das Carotidenknötchen, da ja dieses Gewebe auch epithelialer Herkunft ist, indem es aus dem oberen Keimblatte abstammt. Doch kann innere Sekretion auch von bindegewebigen Elementen ausgehen, wie dies das Beispiel der Zwischenzellen des Hodens und des Eierstockes und das Corpus luteum zeigen.

Die Thymus[2]) oder das Bries.

Die Thymus bildet gleichsam den Übergang zwischen den lymphoiden Organen und den endokrinen Drüsen.

Sie ist epithelialen Ursprunges und entwickelt sich beim Menschen vornehmlich aus dem ventralen Entoderm der III., teilweise auch aus dem der IV. Schlundtasche.

---

1) ὁρμάω, antreiben, erregen.
2) scilicet »-drüse«; eigentlich der Thymus, ὁ θυμός.

Bei Tieren spielt auch das Ektoderm eine verschieden große Rolle bei ihrer Entstehung. Beim Maulwurf und bei den Beuteltieren bildet sich die ursprünglich angelegte entodermale Thymus zurück, und es entsteht ein ihr analoges und gleichgebautes Organ, das durch seine oberflächliche Lage (Thymus superficialis) ausgezeichnet ist, aus dem Ektoderm.

Die epitheliale Anlage entwickelt sich zunächst bei manchen Tieren wie eine echte Drüse zu einem baumartig sprossenden Körper, der erst später in seinen oberflächlichen oder Rindenteilen ein lymphoides Aussehen annimmt.

Das fertige Organ, welches seine höchste Entwicklung um die Zeit der Pubertät erlangt, besitzt einen lobulären Bau und besteht aus zwei symmetrischen und getrennt bleibenden (niedere Wirbeltiere; die sog. Halsthymus der Säuger, die Thymus superficialis) oder in ihren kaudalen Abschnitten äußerlich zu einem einheitlichen Körper verbundenen Hälften (die sog. Brustthymus des Menschen und vieler Säuger).

Die einzelnen Läppchen zeigen an ihrer Oberfläche kleinere, oft follikelartige Abteilungen und hängen in der Tiefe alle durch einen vielfach verästelten Strang (Markstrang oder -baum), welcher der epithelialen Anlage von einer Kiementasche aus entspricht, zusammen. Am Durchschnitt (Taf. X, Fig. 395) lassen die Läppchen also eine Rindensubstanz von lymphoidem Aussehen und eine Marksubstanz von geringerer Färbbarkeit und mehr epithelialem Charakter erkennen. Der Anblick von allseitig von Rindensubstanz umschlossenen Läppchen erklärt sich durch tangentiale Schnitte.

Lockeres Bindegewebe an der Oberfläche bildet eine kapselförmige Umhüllung, von welcher Scheidewände zwischen die Läppchen in die Tiefe ziehen, aber nur bis zum zentralen Markstrang.

Die Marksubstanz enthält die am meisten charakteristischen Elemente der Thymus; verstreute oder zu eigentümlichen, kugeligen Gruppen vereinigte epitheliale Zellen, die als konzentrische oder Hassallsche Körperchen bezeichnet werden. Sie sind beim Menschen besonders entwickelt, treten schon im 3. Embryonalmonat auf, nehmen an Masse und Größe zu (vgl. Fig. 394) und erhalten sich bis ins hohe Alter.



Fig. 394. Konzentrische Körper aus der Thymus. *1* eines Embryo vom Beginn des 4. Monats. Müllers Flüssigkeit; *D* degenerierende Zelle. *2* eines 7monatigen Embryos. Pikrinsublimat-Essigsäure; *ZD* degenerierender Zellhaufen, durch dessen teilweise Verflüssigung eine Höhle entstanden. *3* vom Erwachsenen. Zenkers Flüssigkeit; *R* konzentrisch geschichtete Rinde aus platten Zellen; *S* Schollen stark mit Hämatoxylin gefärbt (vielleicht verkalkt). V. 380.

Sie bestehen aus wenigen oder zahlreichen, zwiebelschalenartig um einen Mittelpunkt gelagerten solchen Epithelzellen. Dieser Mittelpunkt bildet meist eine hyalin oder kolloid degenerierte Masse von starker Lichtbrechung. Es können auch 2 oder 3 solche konzentrische Körperchen durch eine gemeinsame Umhüllung aus platten Epithelzellen vereinigt sein (zusammengesetzte Hassallsche Körperchen); ja sie können ganze Ketten bilden.

Eine eigentümliche Veränderung zeigen sie bei älteren Individuen. Sie nehmen beträchtlich an Größe zu, so daß sie mit freiem Auge wahrnehmbare Kugeln darstellen, welche eine aus wenigen Lagen stark abgeflachter Plattenzellen gebildete Kapsel (Fig. 394, *3*) besitzen, während im Inneren ein Detritus von degenerierenden und zerfallenden, bisweilen auch verkalkenden Epithelzellen und kernlosen Schüppchen, der reichlich von Leukozyten durchsetzt sein kann, sich von der Wand etwas zurückgezogen hat. Er fällt bei mangel-



Fig. 395. Vollvegetierende Thymus eines Kindes mit natürlich gefüllten Blutgefässen am Durchschnitt Müller's Fl. Haem. Eos. K. bindegewebige Kapsel; M. Marksubstanz, rings von Rindensubstanz umschlossen; M' Marksubstanz an das Zwischengewebe grenzend; MB. durch mehrere Läppchen zusammenhängender Markbaum; R. Rindensubstanz; R' ein Rindenläppchen nur tangential angeschnitten; S. stärkeres Bindegewebsseptum V. 10.

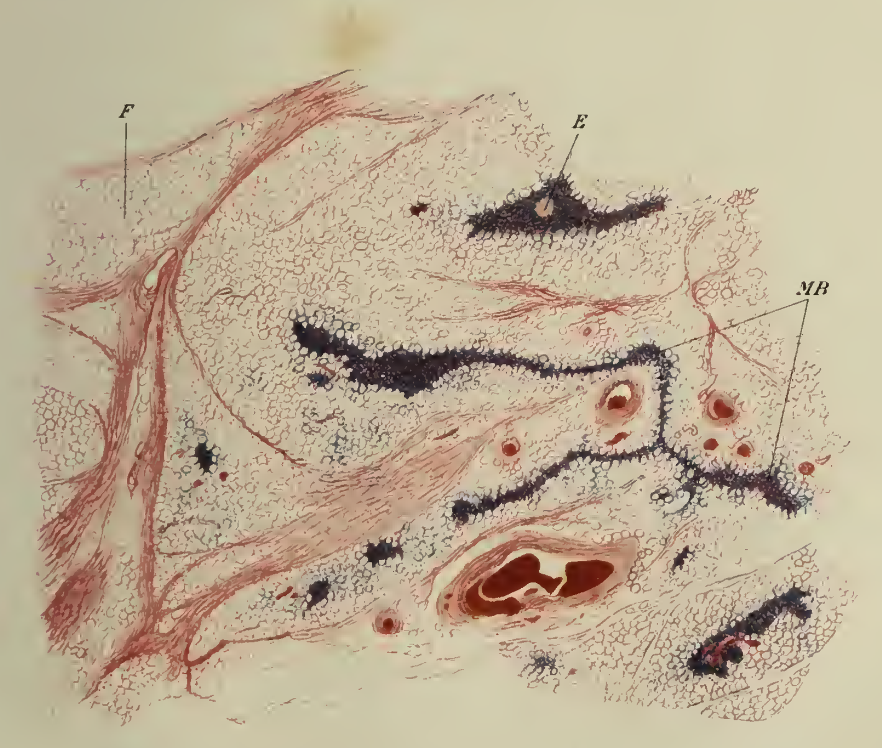


Fig. 396. Aus einem Durchschnitt durch die Thymus (den retrosternalen Fettkörper) eines 61 jährigen Mannes. Müller's Fl. E. Epithelreste (conc. Körper); F. vollkommen durch Fett ersetzte Läppchen; MB. Reste des zusammenhängenden Markbaumes V. 13.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

hafter Einbettung oder an Freihandschnitten leicht heraus und läßt an seiner Stelle Löcher oder Höhlen in der Marksubstanz zurück, die man früher für den Ausdruck eines Zentralkanales gehalten hat.

Die übrige Marksubstanz besteht aus einem vielfach mit den konzentrischen Körperchen zusammenhängenden Retikulum aus epithelialen Zellen mit großem, chromatinarmen Kern. In die Lücken dieses Retikulums sind einzelne größere, manchmal abgerundete Epithelzellen[1]), Leukozyten verschiedenster Art, dann aber auch reichliche Blutgefäße, Arterien und Venen, und Lymphgefäße eingelagert.

Die Rindensubstanz, in welche die Marksubstanz allmählich übergeht, besteht ebenfalls aus einem Retikulum von verästelten Zellen, welche von der ursprünglichen epithelialen Anlage abstammen, vielfach an die Kapillarwände sich anlegen und phagozytäre Eigenschaften besitzen, so daß man sie oft mit Körnchen oder Tröpfchen verschiedener Art, aber auch zelligen Elementen erfüllt finden kann. Außerdem enthält die Rinden-, wie die Marksubstanz auch ein spärliches, wenig regelmäßiges, bindegewebiges Retikulum.

Die Maschenräume dieser retikulären Grundlage werden ausgefüllt von den kleinen Rindenzellen, welche von Lymphozyten nicht zu unterscheiden sind. Sie stimmen mit diesen nicht nur im feineren Bau überein, sondern auch in physiologischer Hinsicht. Sie zeigen die gleiche auffallende Empfindlichkeit gegen Röntgenbestrahlung, bei welcher sie bereits nach Stunden zerfallen, um von den Retikulumzellen durch Phagozytose aufgenommen zu werden. Sie können sich in Plasmazellen umwandeln.

Stöhr hat ihren Lymphozytencharakter in Abrede gestellt und sie als Epithelzellen aufgefaßt.

Auch betreffs ihrer Herkunft sind die Ansichten geteilt. Während die einen sie aus einer Umwandlung der ursprünglichen Epithelzellen entstehen lassen (Transformationstheorie), sollen sie nach der anderen Auffassung von außen in die epitheliale Anlage einwandern, so daß die Thymus als ein von Leukozyten durchsetztes Epithel aufzufassen wäre (Substitutionstheorie).

In neuerer Zeit gewinnt die letztere Ansicht anscheinend mehr an Boden.

Die Rindensubstanz enthält niemals Hassallsche Körperchen; dagen zeigt sie oft helle Flecken, teilweise um die Blutkapillaren, welche von Retikulumzellen eingenommen werden.

Die Thymus ist reich an Blutgefäßen, besonders enthält die Rinde reiche Kapillarnetze.

Die Arterien dringen beim Menschen von dem interlobulären Bindegewebe aus direkt in die Marksubstanz ein, verzweigen sich und lösen sich dann in die Rindenkapillaren auf.

Aus diesen gehen Venen hervor, die teils mit den Arterien der Marksubstanz verlaufen, teils direkt aus der Oberfläche in das interlobuläre Bindegewebe heraustreten.

Bei Tieren finden sich Arterien im interlobulären Gewebe, die in der Rindensubstanz kapillar zerfallen.

Die Lymphgefäße der Thymus verhalten sich ganz anders als die der Lymphknoten. Man unterscheidet oberflächliche, in Form von weiten, sackartigen Kapillaren, und tiefe, die mit den Arterien hauptsächlich im interlobulären Bindegewebe verlaufen.

Die Nerven versorgen wesentlich die Gefäße, doch sind auch im Parenchym feine Plexus nachgewiesen.

---

1) Sie wurden, nicht sehr zutreffend, auch als einzellige Hassallsche Körperchen bezeichnet. Bei niederen Wirbeltieren können sie konzentrische oder aber ausgesprochene Querstreifung zeigen und wurden dann als myoide Zellen bezeichnet. Auch längliche, verästelte solche Gebilde wurden beschrieben.

Die Thymus wächst bis zum Pubertätsalter weiter und erreicht ein Gewicht von etwa 37 g. Von da an verfällt sie einer raschen Involution (Altersinvolution). Dabei werden hauptsächlich die Rindenteile durch Fett ersetzt, so daß ein formähnlicher thymischer Fettkörper (Taf. X, Fig. 396) entsteht, in dessen Innerem aber Parenchymzüge, meist als deutlich verzweigter Epithelbaum mit großen Hassallschen Körperchen bis ins hohe Alter erhalten bleiben.

Die Thymus ist aber außerordentlich empfindlich und verfällt leicht und rasch einer akzidentellen Involution (Hammar) bei Hunger (z. B. beim Neugeborenen während der ersten Lebenstage (Gräper), bei Tieren während des Winterschlafes), während der Gravidität, bei Krankheit, bei Röntgenbestrahlung.

Dieser Vorgang kann unter verschiedenen Bildern vor sich gehen; so kommt es bei der Winterinvolution der Thymus des Maulwurfes z. B. zu reichlicher Bildung von Plasmazellen, eosinophilen und Mastzellen, besonders längs der Gefäße im interlobulären Gewebe. Diese Involution kann aber wieder zurückgehen. Die Rinde kann aber auch dadurch schwinden, daß die Lymphozyten ins Bindegewebe oder in die Lymphgefäße abwandern, (doch kann man letztere während der Involution oft leer finden), oder daß die Retikulumzellen durch Phagozytose massenhaft Rindenzellen aufnehmen und innerhalb ihres Protoplasmas zur Auflösung bringen (Autophagie), wobei es zur Bildung von Lipoidkörnern in den Retikulumzellen kommt.

Die Thymus bildet körperliche Elemente, hauptsächlich Lymphozyten, wie reichlich in den Rindenläppchen verstreute Mitosen beweisen. Ob diese neugebildeten Zellen in die Blut-, bzw. Lymphbahn gelangen oder als Reservestoffe dienen, ist noch nicht entschieden. Gelegentlich werden auch Erythroblasten beobachtet.

Außerdem liefert sie aber noch Stoffwechselprodukte besonderer Art, denen man einerseits einen Einfluß auf das Knochenwachstum, andererseits auf die Geschlechtstätigkeit zugeschrieben hat. Kastration verzögert ihre Involution. Man hat dem hypothetischen Thymushormon noch andere Allgemeinwirkungen zugeschrieben; doch bedürfen alle diese Angaben noch der Klärung.

Die Schilddrüse (Glandula thyreoidea).



Fig. 397. Normale Schilddrüse am Durchschnitt. 23jähr. Hingerichteter. Müllers Flüssigkeit. H. E. *a* Epithel der Follikel, teils im Profil, teils in der Aufsicht; *c* vakuolisiertes Kolloid, einzelne Follikel erfüllend; die anderen von farbloser Flüssigkeit erfüllt; *g* Vene; *s* Bindegewebssepten zwischen den kleinsten Läppchen. V. 85. (v. E.)

Sie entwickelt sich ähnlich wie die Thymus, ursprünglich nach Art einer echten Drüse, hat jedoch keine Beziehungen zu den Kiementaschen.

Sie entsteht als eine mediane Ausstülpung des Epithels des primitiven Schlunddarms in der Höhe zwischen der 2. und 3. Schlundtasche. Beim Menschen entspricht das Foramen caecum der Gegend der Einstülpung, doch kann der Ductus thyreoglossus nicht als Rest dieser Einstülpung betrachtet werden, wie His meinte, da bei Tieren nichts Ähnliches beobachtet wird. Vielfach hat man noch eine zweite, bilaterale Anlage der Schilddrüse aus hinteren Kiemenspalten angenommen (Wölfler, Henneberg). Diese sog. seitlichen Schilddrüsenanlagen sollen später besprochen werden.

Bei Ammocötes, der Neunaugenlarve, stellt die Schilddrüse ein mächtiges, bilateral symmetrisches Gebilde mit kompliziert gewundenen Drüsengängen dar, welche mit offenem Ausführungsgange am Boden der Kiemenmundhöhle ausmünden. Bei der Metamorphose in Petromyzon verliert dieses Organ den echten Drüsencharakter und wird wie bei allen übrigen Tieren zur Drüse mit geschlossenen Drüsenblasen.

Die ursprüngliche entodermale Anlage wuchert in Form solider, verzweigter und netzartig anastomosierender Stränge und sondert sich bald in zwei große seitliche Lappen und einen mittleren verbindenden Isthmus, der ganz oder in Resten stehen bleiben oder auch ganz verschwinden kann. Ersteres ist beim Menschen, letzteres bei vielen Tieren der Fall. Bei niederen Wirbeltieren kann die Schilddrüse aus lauter einzelnen und oft weit verstreuten Drüsenblasen bestehen (Myxine, Knochenfische). Beim Menschen und bei den Säugetieren zeigt der Schilddrüsenkörper einen deutlich lobulären Bau. Eine bindegewebige Kapsel, welche auch elastische Fasern führt, umhüllt die Drüse und sendet gröbere und zarte Scheidewände in das Innere, wodurch das Organ in immer kleinere Läppchen gesondert wird.

Die kleinsten dieser Läppchen (Fig. 397) bestehen aus einer größeren Anzahl kugeliger oder manchmal auch unregelmäßig gestalteter (kurz schlauchförmiger, verästelter) Bläschen, zwischen denen nur spärliche Bindegewebszüge eindringen, die den Charakter von Gitterfasern zu besitzen scheinen. Auch solide Gruppen von Epithelzellen finden sich manchmal zwischen den Bläschen; letztere sind von sehr wechselnder Größe, 60—100 μ und weit darüber ($^1/_2$ mm), was aber nicht mehr normal ist. Sie werden von einer einfachen Lage kubischer bis stark abgeflachter, seltener zylindrischer (Fig. 398, *A*) Zellen ausgekleidet, welche durch Schlußleisten verbunden sind, einen kugeligen Kern mit (im frischen Zustande) deutlich sichtbarem Kernkörperchen besitzen. Im Protoplasma lassen sich ein Zentriol und deutliche Plastokonten nachweisen; auch ein Golgischer Netzapparat und Trophospongien sind an ihnen beschrieben worden, doch sind letztere wohl mit dem ersteren identisch. Die Zellen werden nicht selten in verschiedenen Funktionszuständen angetroffen, was zur Annahme zweier verschiedener Zellformen, der Haupt- und sog. Kolloidzellen, geführt hat.

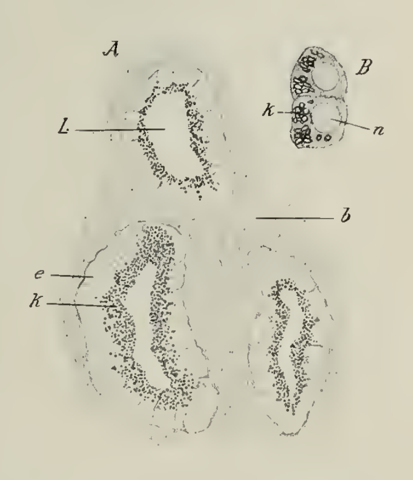


Fig. 398. *A*. Schnitt von der Schilddrüse des Erwachsenen. Aus einem Läppchen mit Alveolen, die auffallend hohe Epithelzellen zeigen. Alkohol. *L* Lichtung der Alveole; *b* Bindegewebe; *e* Epithelzellen; *k* innere Körnchenzone. V. 220. *B*. Zwei Epithelzellen einer Schilddrüsenblase frisch in $^3/_4$% NaCl isoliert im Profil gesehen; *k* Körnchen der Innenzone; *n* Zellkern. V. 560. (v. E.)

Frisch untersucht zeigen die Zellen ganz oberflächlich, nahe dem freien Ende, stark lichtbrechende Körnchen von eckiger Gestalt und graugrünlicher Farbe (*B*). Sie fehlen dem Fetus, treten beim Neugeborenen auf und nehmen mit dem Alter an Zahl zu, wobei sie zu immer größer werdenden rundlichen Drusen zusammenbacken. Sie werden beim Zerzupfen des frischen Gewebes massenhaft frei und schwimmen dann dicht unter dem Deckglase auf der Oberfläche der Kochsalzlösung, sind also spezifisch leichter als diese. Sie färben sich mit Fettfärbemitteln, bräunen sich mit Osmiumsäure, lösen sich in absolutem Alkohol, Äther und in ätherischen Ölen vollkommen, stellen also ein Lipoid dar.

Im Innern der Blasen ist eine eiweißhaltige, in vollkommen normalen Drüsen kaum färbbare Flüssigkeit enthalten. Beim Menschen erscheint sie aber meist zu einer festeren, glasartigen Masse (Fig. 399) eingedickt, welche stark (aber schwächer als Fett) lichtbrechend, nicht löslich in Äther-Alkohol und spezifisch schwerer als die Kochsalzlösung ist, daher zu Boden sinkt. Sie kann Bruchflächen, wie eingetrockneter Leim, zeigen und wird daher als Kolloid bezeichnet. Chemisch hat es nichts mit Leim (colla) zu tun, aber auch nichts mit den Kolloiden von Graham, die nicht durch Membranen dialysieren.

Meist erscheinen die Kolloidmassen mit zackiger Oberfläche vom Epithel retrahiert, enthalten nicht selten Bläschen (Vakuolen) oder einzelne Zellen eingeschlossen. Beim Menschen können auch Kristalloide einer eiweißartigen Substanz von Pyramidenform, die wahrscheinlich dem rhombischen System angehören, im Kolloid ausgeschieden erscheinen (G. Günther). Sie färben sich entweder gar nicht oder sehr stark mit Eosin. Das Kolloid selbst ist stark oxyphil, färbt sich mit Eosin orangerot, welche Färbung sogar der Extraktion mit Salzsäure-Alkohol widersteht.

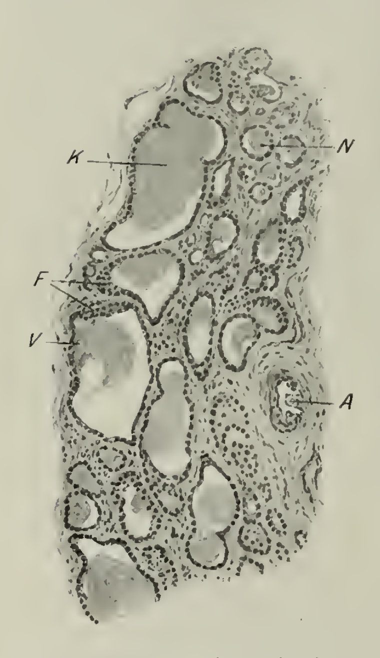


Fig. 399. Läppchen einer (wie dies gewöhnlich der Fall ist) stärker kolloidhaltigen Schilddrüse vom Erwachsenen. Pikrinsublimat. *A* Arterie mit knospenartigen Vorsprüngen; *F* Epithel der Drüsenblasen flach getroffen; *K* große Drüsenblase mit Kolloid; *N* kleine Drüsenblase mit Kolloid, in dem eine abgestoßene Zelle eingeschlossen ist; *V* Vakuolen im Kolloid. V. 80.

Die Oberfläche der Schilddrüsenblasen entbehrt einer eigenen Membrana propria, wird dagegen von einem ungemein dichten Kapillarnetz umsponnen, dessen Maschen enger sind als die Breite der Kapillaren. Die Drüsenzellen sitzen diesen Kapillaren, welche an das respiratorische Kapillarnetz der Lunge oder das der Choriocapillaris erinnern, direkt auf.

Die Schilddrüse wird von unverhältnismäßig starken Arterien versorgt, die sich in den Bindegewebssepten verzweigen, in die kleinsten Läppchen eindringen, um an der Oberfläche der Alveolen die geschilderten Kapillarnetze zu bilden, aus denen die Venen hervorgehen. Die kleineren Arterien zeigen wulstartige Vorsprünge der Intima (Fig. 399, *A*), die aus verlängerten, wahrscheinlich muskulösen Zellen bestehen und Verschlußvorrichtungen darstellen (Schmidt).

Die Lymphgefäße bilden reichliche und dichte Netze an der Oberfläche, aber auch tiefe, welche bis an die einzelnen Blasen heranreichen.

Die Nerven gehen mit den Arterien zur Versorgung der Gefäßmuskulatur; feine Endverästelungen legen sich aber auch an die Oberfläche der Drüsenblasen und sollen sogar zwischen die Drüsenzellen eindringen. Auch im interlobulären Gewebe sind Endigungen beschrieben und als sensible gedeutet worden.

Die Schilddrüse ist ein lebenswichtiges Organ. Ihre Entfernung hat die schwersten Erscheinungen, besonders das sog. Myxödem, die Ausscheidung schleimartiger Stoffe ins lockere Bindegewebe, hauptsächlich der Haut, welche dadurch anschwillt, und schließlich den Tod zur Folge. Übermäßige Ausbildung der Schilddrüse durch Retention des Kolloids (Kropf) ist eine Begleiterscheinung des Kretinismus. Hypertrophie der Schilddrüse ist auch für die Basedowsche Krankheit bezeichnend.

Über die Wege der wichtigen Produkte der Schilddrüse weiß man wenig Sicheres. Das Wahrscheinlichste ist, daß ein Stoffaustausch zwischen dem Blute der dichten Kapillarnetze und den Drüsenzellen stattfindet. Das, was ins Innere der Blasen abgeschieden wird, ist eine Sekretmasse, die nicht direkt abgeführt werden kann, was auch der Umstand beweist, daß dieses Sekret oft eindickt und sich in riesigen Mengen ansammelt. Chemisch sind jodhaltige Eiweißverbindungen (Jodothyrin), Cholin, Thyreoglobulin und ein Nukleoproteid nachgewiesen.

Die Beischilddrüsen (Glandulae parathyreoideae, Epithelkörper).

Sie finden sich von den Amphibien aufwärts bei allen Tieren und stellen kleine, drüsenartige Gebilde dar. Beim Menschen erreichen sie 3—13 mm Länge und 2—4 mm Breite und treten in der Regel jederseits paarig innerhalb der bindegewebigen Umhüllung der Schilddrüse auf: eines am oberen, dorsalen Pole des Seitenlappens (Gl.

parathyr. sup. post.) und eines an der medianen Fläche, nahe dem unteren Pole (Gl. parathyr. inf. ant.). Aber auch weit entfernt von der Schilddrüse oder in die Thymus eingelagert, können sie sich finden. Neben den Hauptkörperchen kommen, bei manchen Tieren (Ratte) fast regelmäßig kleinere akzessorische Drüschen vor.

Ihr Entdecker, Sandstroem, hielt sie für embryonales Schilddrüsengewebe und nannte sie daher Gl. parathyreoideae, was v. Ebner sinngemäß mit Beischilddrüsen übersetzte. Kohn hat sie als besondere, selbständige Organe erkannt und bei der Katze das regelmäßige Vorkommen eines äußeren, neben der Schilddrüse gelegenen, und eines inneren, in die Substanz der Schilddrüse eingebetteten Paares beschrieben und als Epithelkörper bezeichnet.

Die äußeren Epithelkörper entstehen aus dorsalen Epithelverdickungen der III., die inneren als solche der IV. Kiementasche[1]). Letztere fehlen dem Schwein, teilweise auch den Nagern und Insektivoren[2]).

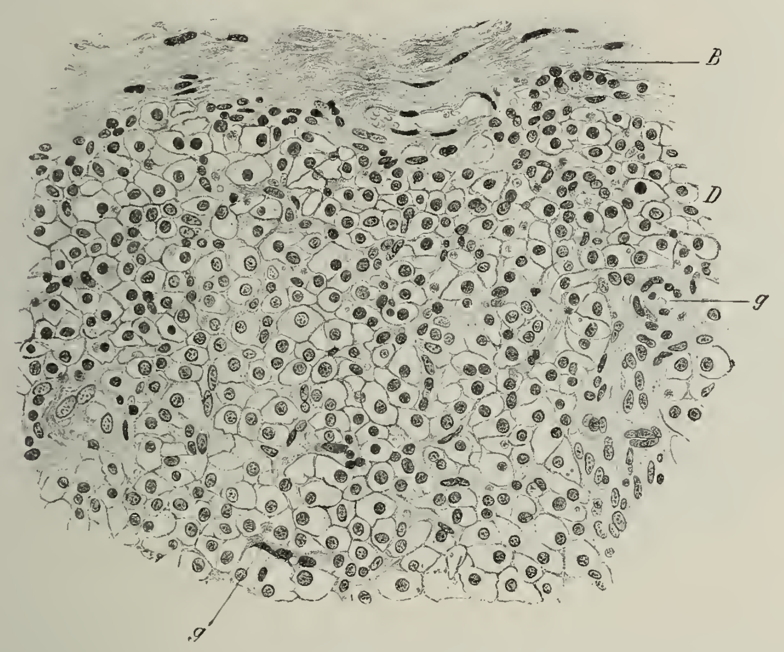


Fig. 400. Aus einem Durchschnitt durch die Beischilddrüse eines 8 jähr. Kindes. Pikrinsublimat. *B* Bindegewebshülle; *D* Drüsenparenchym; *g* Blutgefäße mit länglichen Kernen. V. 325. (v. E.)

Sie besitzen eine bindegewebige Umhüllung (Fig. 400 *A*), von der zarte Züge ins Innere gehen und verzweigte, solide, dichtgedrängte Epithelstränge begrenzen, auch reichliche, zartwandige Blutgefäße enthalten, denen die Epithelzellen direkt aufsitzen. Beim Pferd z. B. bilden diese Blutgefäße ziemlich gleichmäßige, rundliche Maschen. In anderen Fällen (beim Kaninchen) zeigen die Zellen im Inneren eine fast gleichmäßige Verteilung.

Die Zellen sind polyedrisch, meist wenig färbbar, daher hell und mit einem verdichteten Exoplasma scharf begrenzt. Neben dem bläschenförmigen kugeligen Kern, der mit deutlichen Kernkörperchen versehen ist, lassen sie auch einen eigentümlichen

1) Da somit erstere engere räumliche Beziehungen zur Haupt-Thymusanlage zeigen, hat sie Groschuff als Parathymus bezeichnet; während letztere beim Herunterrücken der Schilddrüse in deren Nähe oder in deren Inneres geraten, die wahre Parathyreoidea bilden.

2) Die Spitzmäuse besitzen jederseits ein mediales, ventrales und laterales dorsales Epithelkörperchen.

Netzapparat erkennen. Manchmal finden sich scharf abgegrenzte Gruppen größerer, körniger, deutlich färbbarer (oxyphiler) Zellen mit pyknotischem Kern eingesprengt, die aber auch vereinzelt unter den schlecht färbbaren Zellen verteilt vorkommen. Da und dort begrenzen die Zellen auch einen rundlichen Hohlraum, der von einer kolloidartigen Masse erfüllt wird, die aus einzelnen degenerierenden Zellen hervorgeht. Beim Kinde enthalten die Zellen auch Glykogen. Mit zunehmendem Alter tritt immer stärker eine Fettablagerung in den Zellen auf, wodurch letztere am entfetteten Schnitt von Lücken durchsetzt erscheinen. Die größten dieser Lücken sind aber wohl als typische Fettzellen aufzufassen, welche allmählich die epithelialen Elemente durchsetzen und verdrängen, so daß sich schließlich das Drüsengewebe mit unscharfen Rändern in das umgebende Fettgewebe verliert. Bei Menschen über 50 Jahren treten längs der Arterien platte, im Profil spindelförmige Pigmentzellen auf.

Nerven treten reichlich in das Innere.

Fig. 401. Medianschnitt durch die Hypophyse der Katze. $^1/_3$% Platinchlorid. Mallorys Bindegewebsfärbung. *HB* Hinterer Trichterbelag; *HL* Haupt- oder Vorderlappen. *HH* Hypophysenhöhle; *N* Neurohypophyse (Hinterlappen); *TH* Trichterhöhle; *VB* vorderer Trichterbelag (zungenförmiger Fortsatz); *ZL* Zwischenlappen; *III V* 3. Ventrikel. V. 16.

Die Epithelkörper sind gleichfalls lebenswichtige Organe; ihre Entfernung bewirkt schwere, zum Tode führende Krampfzustände (Tetanie).

Sie besitzen einen wesentlichen Einfluß auf die Stoffwechselvorgänge, besonders auf den Kalkstoffwechsel (Erdheim).

Die lateralen Schilddrüsenanlagen (Wölfler) oder ultimobranchialen Körper (Greil; postbranchialen, Maurer, telobranchialen, Elze) entstehen aus einer Ausbuchtung der Pharynxwand hinter der jeweils letzten Kiementasche.

Sie gelangen bei vielen Säugetieren mit dem inneren (unteren, medialen) Epithelkörper in die Seitenlappen der Schilddrüse, entwickeln sich aber nicht zu typischem Schilddrüsengewebe, sondern gehen entweder fast spurlos zugrunde oder bleiben als zystenartige, von Flimmerepithel ausgekleidete Räume, die man auch als »Zentralkanal der Schilddrüse« beschrieben hat (z. B. beim Meerschweinchen) oder als mit solchen zusammenhängende, verzweigte Stränge stärker färbbarer Zellen im Inneren der Schilddrüse nachweisbar (Dromedar, Wasserspitzmaus).

Beim Menschen finden sich solche Reste in der atrophischen Schilddrüse von Idioten oder Kretinen als typischer Befund (Getzowa).

Es handelt sich offenbar um ein rudimentäres Organ. Bei niederen Wirbeltieren bleibt es selbständig, bei Fischen wird es zu den mächtigen Supraperikardialkörpern (Van Bemmelen).

Die Hypophyse (Glandula pituitaria, Hirnanhang, Colatorium).

Die Hypophyse geht hervor aus einer innigen Vereinigung eines basalen Gehirnanteiles, des Processus infundibuli, mit einer Ausstülpung der primitiven Rachenbucht (Rathkeschen Tasche) in die Schädelbasis hinein. Die offene Tasche wird durch die Entwicklung der knöchernen Schädelbasis bald zu einem Bläschen, dem Hypophysensäckchen, abgeschnürt.

Bei niederen Wirbeltieren bleibt der Zusammenhang mit der Mundbucht andeutungsweise erhalten. Bei Säugetieren zeigt der Canalis cranio-pharyngeus die Verbindungsstelle an, und an seiner Mündung findet sich beim Menschen ein kleiner Drüsenkörper, die Hypophysis pharyngea.

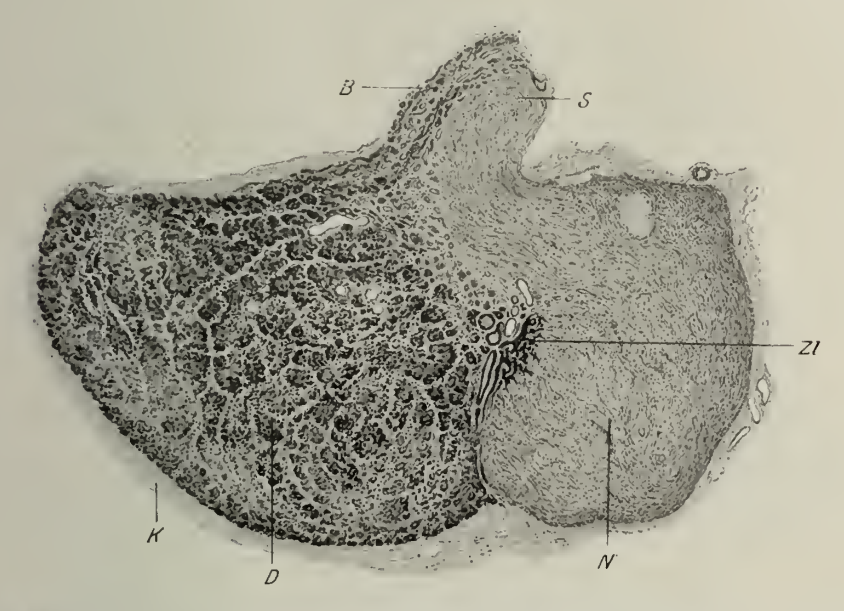


Fig. 402. Medianschnitt durch die Hypophyse eines 45jährigen Mannes. Orths Gemisch. Häm. Eos. *B* vorderer Trichterbelag; *D* Vorder- oder Hauptlappen; *K* Kapsel; *N* Neurohypophyse oder Hinterlappen; *S* Trichterstiel; *Zl* Zwischenlappen. V. 16.

Das Hypophysensäckchen stülpt sich so über den zu einem soliden oder, wie bei manchen Tieren, hohlen, vorwiegend aus Gliagewebe bestehenden, kolbigen Gehirnfortsatz, daß sich die hintere obere Wand des Säckchens als Epithelsaum dicht dem Gehirnteil anlegt, wobei der Hohlraum des Säckchens zu einem schüsselartig gekrümmten Spaltraum wird, aus dessen vorderer Begrenzungswand Epithelzellstränge auswachsen, die einen soliden Körper, den Vorder- oder Hauptlappen der Hypophyse (Fig. 401, 402), bilden. Es muß von dem den Hirnteil überziehenden Epithelsaum unterschieden werden, welcher im wesentlichen den Zwischenlappen bildet und auch einen anderen Bau besitzt.

Der trennende Spalt — die Hypophysenhöhle — zwischen dem Hauptlappen und dem vom Epithelsaum oder Zwischenlappen überzogenen Gehirnanteil (Neurohypophyse, Retzius) kann erhalten bleiben, z. B. bei der Katze (Fig. 401), beim Hund, beim Rind; oder aber, die spaltförmige Höhle wird durch Epithelsprossen zerteilt (Pferd, Mensch) und statt des Epithelsaumes, der eigentlich einem flach ausgebreiteten, den Hirnteil haubenartig bedeckenden Epithelkörper entspricht, indem seine mehrschichtige

Zellage von Bindegewebe und Blutgefäßen durchsetzt wird (Kohn), treten kleinere und größere, mit Kolloid erfüllte, bisweilen von Flimmerepithel ausgekleidete Drüsenblasen auf, die denen der Schilddrüse ähnlich sind. Dieser Zwischenlappen (Fig. 403), welcher sich auch noch auf den Trichterstiel[1]) fortsetzt, zeigt engere Beziehungen zum Hirnteil, in den er sein Sekret abgibt, während jenes des Hautlappens in die Carotiden gelangt. Der Zwischenlappen ist auch der phylogenetisch ältere Teil und bei niederen Wirbeltieren stärker entwickelt, als der Hauptlappen. Am stärksten zurückgebildet ist er beim erwachsenen Menschen.



Fig. 403. Mittlerer Teil aus einem Sagittalschnitt durch die Hypophyse eines 45jährigen. (Die Stelle *Zl* aus Fig. 402.) *D* Drüsenstrang mit dunklen basophilen und helleren oxyphilen Zellen; *HH* Rest der Hypophysenhöhle; *HL* Hinterlappen (Neurohypophyse); *VL* Vorderlappen mit chromophoben Zellen; *Z* Zyste mit kolloidartigem Inhalt; *ZL* Zwischenlappen, bei *ZL'* in den Gehirnteil eingewuchert. V. 80.

In die Neurohypophyse, welche eine mit dem Alter zunehmende Anhäufung schwer löslichen Pigmentes in ihren Gliaelementen zeigt, können Teile des Zwischenlappens (Kolloidblasen, Drüsenschläuche) eindringen. Das hat manche Autoren zu der Annahme geführt, daß es sich hier um drüsige Elemente des Hirnanteiles selbst, um eine Art von Infundibulardrüse handle.

1) Dieser Teil zeigt bei der Katze eine Zusammensetzung aus verzweigten, zum Teil hohlen Strängen und wird als besonderer Bestandteil (Pars tuberalis, Tilney) beschrieben (Fig. 401, *VB* und *HB*). Auch an der menschlichen Hypophyse kann ein solcher vorderer Trichterbelag nachgewiesen werden (Fig. 402).

Der endokrine Hauptlappen besteht aus soliden, vielfach verästelten und zusammenhängenden Strängen von Epithelzellen, welche ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen können.

Ein Teil der Zellen läßt sich kaum färben, chromophobe oder Hauptzellen, während ein anderer lebhaft färbbare Körnchen enthält, chromophile Zellen. Diese sind vorwiegend oxyphil, teilweise auch basophil; sie sollen im postfetalen Leben an Zahl und Größe zunehmen. Es handelt sich hier wahrscheinlich nur um verschiedene funktionelle Zustände derselben Zellart.

Im späteren Alter treten in den Zellen regelmäßig kleinere und größere Fettröpfchen auf (Erdheim).

Zwischen den Zellsträngen finden sich reichliche Blutgefäße, meist ziemlich weite Kapillaren und Venen, deren Endothelwand die Drüsenzellen teilweise direkt aufsitzen. Die Sekretkörnchen scheinen in die Blutbahn übergehen zu können.

Die Hypophyse ist ein lebenswichtiges Organ; sie steht in Beziehung zu Wachstumsstörungen (Riesenwuchs, Akromegalie). Während der Schwangerschaft hypertrophiert sie und verändert sich in ihrem feineren Bau.

Die Epiphyse oder Zirbeldrüse (Conarium, Glandula pinealis)

hat man auch zu den Drüsen mit endokriner Funktion gerechnet.

Sie geht aus der Zellage, welche die Decke des Mittelhirns bildet und auch das Epithel der Plexus liefert, hervor.

Beim Neugeborenen besteht sie am Durchschnitt aus stark färbbaren, netzartig zusammenhängenden Zellsträngen, welche schwächer färbbare, hellere oft wie eine



Fig. 404. Zirbeldrüse eines neugeborenen Kindes am Medianschnitt. Alkohol. Häm. Eos. *B* Bindegewebs-(Pia-)hülle; *CH* Commissura habenularis sup.; *E* Ependym; *F* follikelartige Gruppen der protoplasmaarmen Zellen; *G* Glia; *HE* hinteres Ende der Zirbel; *M* marksubstanzartige Massen der protoplasmareichen Zellen; *RP* Recessus pinealis; *S* Schaltstück zur Commissura post. Blutgefäße als leere Lücken. V. 32. — *A* Acervulus aus der Zirbeldrüse einer 69jährigen Frau. Zenkers Flüssigkeit; Mallorys Bindegewebsfärbung. V. 160.

Marksubstanz einschließen. Erstere bestehen aus protoplasmaarmen Zellen mit kugeligem, stark färbbarem, kleinem Kern; sie bilden oft, epithelartig angeordnet, follikelartige Gruppen, so daß an Thymusläppchen erinnernde Anordnungen entstehen können (Fig. 404 oben bei F). Diese kleinen Zellen scheinen sich in die helleren, protoplasmareichen, mit großem, schwach färbbarem Kern umzuwandeln, so daß sie mit zunehmendem Alter verschwinden. Beim Erwachsenen besteht die Zirbel dann aus Läppchen oder Follikeln, die durch sehr spärliches Bindegewebe, dem reichlich Gliaelemente beigemengt sind, getrennt und aus Zellen aufgebaut werden, die ein epitheloides Aussehen besitzen.

Sie zeigen ein schwach färbbares Protoplasma, das mit feinen Körnchen erfüllt sein oder eine Vakuole enthalten kann. Auch Pigmentkörnchen kommen darinnen vor. Die Kerne sind groß, oval und enthalten reichlich verstreute Körnchen oder plumpere Einschlüsse. Zwischen den Zellen dringen feinste Gliafäserchen und Gefäße ein. Im Recessus pinealis kommen auch kubische oder becherzellenähnliche Zylinderzellen vor. Auch Zysten sind nicht selten.

Beim Rind sind auch quergestreifte Muskelfasern von embryonalem Typus beobachtet worden (Nicolas). Die Epiphyse ist reich an Nervenfasern.

Sie zeigt schon vor der Pubertätszeit Involutionserscheinungen und soll die Höhe ihrer Entwicklung um das 7. Lebensjahr erreichen. Es treten Kalkkonkremente (Acervulus, Hirnsand) (Fig. 404, *A*) auf, die aus kohlen- und phosphorsaurem Kalk und aus Magnesia bestehen. Bindegewebe und Glia nehmen auf Kosten des »Drüsengewebes« zu, doch finden sich solche Zellen bis ins höchste Alter.

Die Entfernung der Epiphyse bewirkt abnormes Längenwachstum und frühzeitige Entwicklung der Genitalien und des Geschlechtstriebes, so daß man dem Organ eine hemmende Wirkung auf zu frühzeitige Entwicklung der Keimdrüsen zuschreibt.

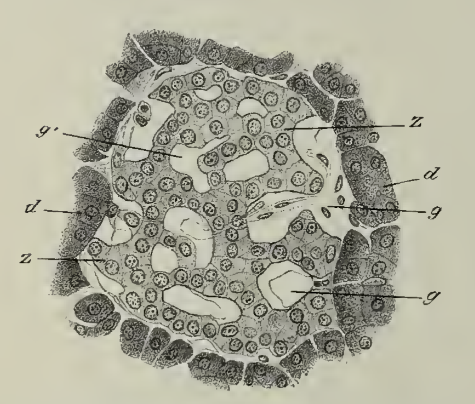


Fig. 405. Schnitt durch einen Langerhansschen Zellhaufen von Macacus rhesus. Perenyis Flüssigkeit. *d* Drüsenzellen der Umgebung; *g* Blutkapillaren, deren Wand sich teilweise von den Zellen abgehoben hat; *g'* Blutkapillaren, deren Wand den Zellensträngen dicht anliegt; *z* Zellenstränge des Haufens. V. 330. (v. E.)

Unter der Zirbel findet sich im Bereich der Commissura post. (anscheinend bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme des erwachsenen Menschen und Delphins) an Stelle der gewöhnlichen Ependymauskleidung ein eigentümliches, geschichtetes, teilweise vaskularisiertes Epithel, das Zentralgeiselzellen enthält als subcommissurales Organ (Dendy, Nicholls). Die Geißelhaare der Zellen stehen in Beziehung zum aufgefaserten vorderen Ende des Reissnerschen Fadens (Kolmer), der von hier nach rückwärts durch den ganzen Zentralkanal bis in den Ventriculus terminalis (Fig. 142) verfolgt werden kann.

Es scheint sich hier um ein auch beim neugeborenen Menschen vorhandenes, dann aber der Rückbildung verfallendes Sinnesorgan unbekannter Bedeutung zu handeln. Der Reissnersche Faden könnte vielleicht als eine kutikulare Differenzierung dieses Sinnesepithels und allenfalls noch anderer im Ependym eingestreuter Sinneszellen, ähnlich der Cupula terminalis in den Ampullen (vgl. S. 500) aufgefaßt werden.

Der endokrine Drüsenanteil des Pankreas.

Zu den endokrinen Drüsen vom Typus der Epithelkörper gehören auch die sog. Langerhansschen Inseln oder intertubulären Zellhaufen (Fig. 405) der Bauch-

speicheldrüse. Es sind dies rundliche oder ovoide Zellgruppen von 100—400 μ Durchmesser, welche beim Menschen besonders in der Schwanzregion, weniger zahlreich in der Kopfregion des Pankreas vorkommen. Ihre Abgrenzung gegen die eigentlichen Drüsenschläuche, mit denen sie in der Regel nicht zusammenhängen, kann manchmal durch eine Art bindegewebiger Membrana propria eine sehr scharfe sein; in anderen Fällen ist sie das nicht, und man kann direkte Übergänge ihrer Zellen in jene der umgebenden Drüsenschläuche (Fig. 480) wahrnehmen, da die Zellhaufen aus denselben embryonalen Zellen hervorgehen, wie die Drüsengänge des Pankreas.

Sie bestehen aus verästelten und netzartig zusammenhängenden Strängen von Epithelzellen, welche ein vakuolisiertes Protoplasma besitzen und unter Umständen auch feine, spezifische Sekretkörnchen erkennen lassen. Zwischen den Strängen finden sich weite Kapillaren oder präkapillare Venen, deren Endothel die Drüsenzellen dicht anliegen.

Die intertubulären Zellhaufen stehen augenscheinlich zum Kohlehydratstoffwechsel des Organismus in Beziehung. Sie verhindern das Auftreten größerer Zuckermengen im Blut; erkranken sie oder entfernt man sie, so entsteht Diabetes.

Die Nebenniere (Glandula suprarenalis).

Vergleichend anatomisch betrachtet, ist die Nebenniere eine endokrine Drüse vom Typus der Beischilddrüsen. In dieser reinen Form findet sie sich nur bei den niedersten Wirbeltieren (Fischen); sie liegt bei den Selachiern als unpaarer Körper zwischen den Nieren und wurde von Leydig entdeckt, von Balfour als Interrenalkörper bezeichnet.

Von den Amphibien an aufwärts mischen sich der endokrinen, epithelialen Drüse Elemente des sympathischen Nervensystems, besonders chromaffine Zeilen bei. Diese können sich entweder auflagern (Schlangen, Echsen) oder den epithelialen Teil innig durchwachsen (Vögel), wodurch Haupt- und chromaffine Intermediärstränge entstehen. Bei den Säugetieren umwächst der epitheliale Anteil den sympathischen vollkommen, so daß ersterer als Rindensubstanz, letzteren als eine Art von Marksubstanz zu umgeben scheint. Es liegt hier ähnlich, wie bei der Hypophyse eine Vereinigung von zwei heterogenen Geweben zu einem scheinbar einheitlichen Gebilde vor. Streng genommen hat die sog. Marksubstanz nichts mit der eigentlichen Drüse zu tun. Wo Nebennierenkeime ver-

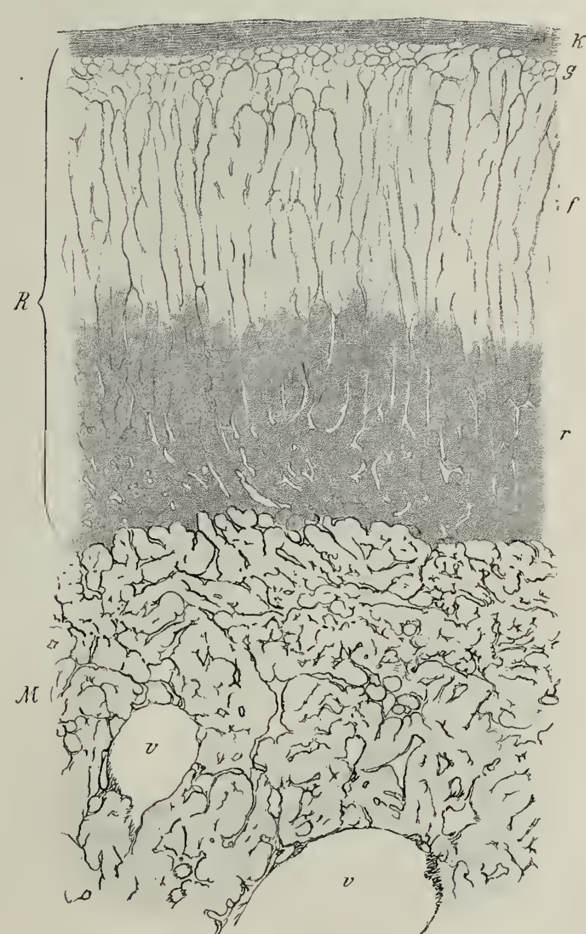


Fig. 406. Schnitt von der Nebenniere eines Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. Saures Orceïn. *K* Kapsel; *M* Mark; *R* Rinde; *g* Zona glomerulosa; *f* Z. fascicularis; *r* Z. reticularis (zum Teil noch Z. fascicularis) mit deutlicher Pigmentierung; *v* Venen. Die elastischen Fasernetze des Markes dunkel. V. 55. (v. E.)

sprengt vorkommen, z. B. als sog. akzessorische Nebennieren längs der Vasa spermatica, im Nebenhoden, Lig. latum usw., bestehen sie stets nur aus dem Gewebe der Rindensubstanz.

Andererseits findet sich chromaffines Gewebe selbständig an vielen Orten (siehe unten: Sympathisches Nervengewebe); bei den Selachiern in Form segmental angeordneter Körper, die Balfour als Suprarenalkörper bezeichnet hat, bei den Knochenfischen als Stanniussche Körperchen. Diese haben aber nichts mit der Gland. suprarenalis der Säugetiere zu tun, sondern entsprechen höchstens der sog. Marksubstanz dieser.

Die Nebenniere des Menschen und der Säugetiere besitzt eine bindegewebige Kapsel (Fig. 406), in der auch glatte Muskelfasern vorkommen können, und von welcher zarte Bindegewebszüge als Träger der Gefäße hauptsächlich radiär nach innen ziehen.

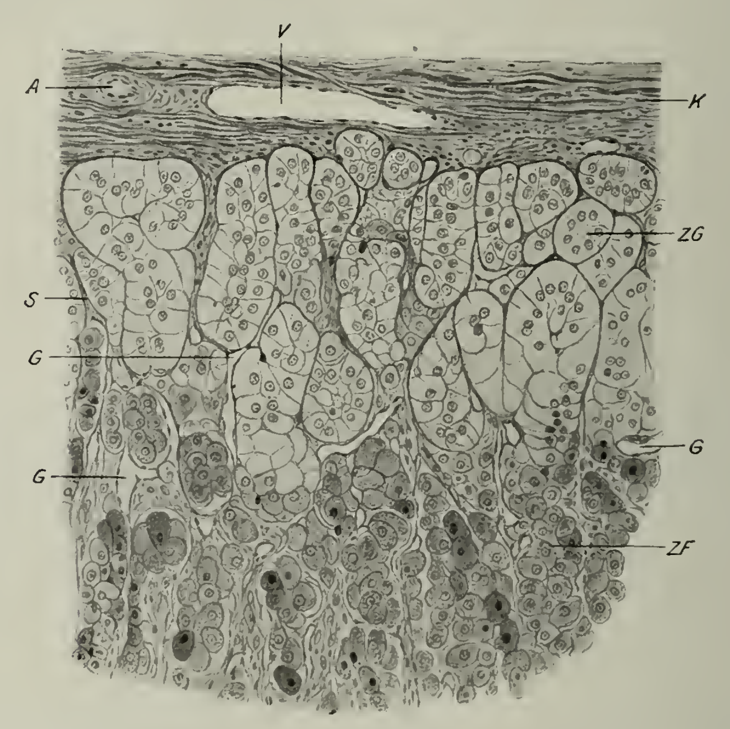


Fig. 407. Aus der Rindensubstanz der Nebenniere einer Hingerichteten. Erlickis Flüss. + Eisessig. *A* Arterie; *G* Gefäße der Rinde; *K* Kapsel; *S* bindegewebige Septen; *ZF* Zona fascicularis; *ZG* Zona glomerulosa; *V* Vene in der Kapsel. V. 160.

An senkrechten Durchschnitten folgt auf die Kapsel eine breite, festere und gelblich, in ihren innersten Teilen bräunlich gefärbte Rindenzone, welche die sehr weiche und dunkelblutrote Marksubstanz vollkommen umschließt.

Die Rinde besteht beim Menschen zu äußerst aus mehr rundlichen Gruppen von Epithelzellen (Zona glomerulosa, Fig. 407), an diese schließen sich geradegestreckte, radiär verlaufende Zellstränge an (Z. fascicularis), und dann folgen netzartig verbundene Zellstränge (Z. reticularis [Arnold]).

Bei Tieren fehlen an der Oberfläche knäuelförmige Gruppen, so daß hier von einer Z. glomerulosa nicht gesprochen werden kann. Beim Pferd kann man an ihrer Stelle die gewölbten, aus hochzylindrischen Zellen aufgebauten Kuppen der Rindenzylinder sehen. Letztere stellen röhren- oder halbröhrenförmige Stränge dar, die an Drüsenschläuche erinnern, aber statt der Lichtung bindegewebige Lamellen mit Blutgefäßen enthalten.

Die Rindenzellen sind in allen Zonen im wesentlichen von ähnlicher Beschaffenheit; in den äußeren Lagen von mehr feinkörnigem Bau, nehmen diese Körnchen in den inneren Teilen der Z. fascicularis den Charakter von Fettröpfchen an, die im frischen Zustande lebhafter gelb als gewöhnliches Fett erscheinen. Von Fett unterscheiden sie sich außerdem durch ihre Doppelbrechung; es handelt sich also um eine lezithinartige Substanz. Im extrahierten Schnitte zeigen die Zellen reichliche Vakuolen.

In der Z. reticularis ist von Fett nicht mehr viel zu sehen, dagegen enthalten die Zellen reichlich gelbes bis rotbraunes Pigment.

Die zarten Bindegewebsblätter zwischen den Rindenzellen enthalten reichliche Kapillaren. Die Zellen, welche keine Lichtungen umschließen, sitzen vielfach den Endothelwandungen direkt auf.

Die Zellen der Marksubstanz sind überaus empfindliche Gebilde, die sehr leicht schrumpfen und dann zackige oder sternförmige Gestalt annehmen. Im frischen Zustande besitzen sie ebenfalls polyedrische Gestalt und färben sich lebhaft braun oder gelb mit Chromsäure und ihren Salzen (Henle), eine Reaktion, die an älterem Leichenmaterial nicht mehr eintritt.

Die Zellen sind feinkörnig-fädig und in netzartig zusammenhängenden Balken oder auch in isolierten Ballen angeordnet. Sie enthalten einen Stoff, welcher den Blutdruck beträchtlich steigert, indem er die peripheren Arterien zur Kontraktion bringt, das sog. Adrenalin, eine elektiv auf das symphathische Nervensystem wirkende Substanz. Charakteristisch ist auch der Reichtum an elastischem Gewebe (Fig. 406), welchen die Marksubstanz im Gegensatz zur Rinde aufweist und der hauptsächlich auf dem großen Gefäßreichtum des Markes beruhen dürfte.

Die Arterien stammen von Zwerchfells- und Nierenarterien und dringen durch die Kapsel, in der sie oberflächliche Netze bilden, in das Innere; hier umspinnen sie die Zellstränge und gelangen als erweiterte Kapillaren in die Zona reticularis, um endlich in Venen überzugehen, welche die Marksubstanz durchsetzen und deren Wandungen die Zellen teilweise unmittelbar aufsitzen. Aus ihnen sammelt sich die starke Vena suprarenalis, welche den eigentlichen Ausführungsgang für das Sekret der Marksubstanz bildet. Die Venen enthalten dieselben Granula, wie sie in den Markzellen gefunden werden. Die größeren Venen enthalten auch starke Längsmuskeln in der Adventitia. Teilweise gelangen Arterien auch direkt in die Marksubstanz.

Wegen des großen Venenreichtums zerfällt die Marksubstanz rasch nach dem Tode, während die Rinde länger Widerstand leistet.

Die Nebenniere besitzt auch reichliche Lymphgefäße; teils oberflächliche in der Kapsel, teils auch tiefe in der Marksubstanz.

Die Nebenniere ist auch ungemein reich an sympathischen Nerven. Diese besitzen in der Marksubstanz größere und kleinere Haufen von Ganglienzellen.

Die Nerven bilden im Marke feine Netze, von denen Endfäserchen in großer Anzahl abgehen, die sich mit Endknöpfchen an die Zellen anlegen, so daß diese wie von dichteren Nervengeflechten umsponnen erscheinen. In der Rindensubstanz endigen die marklosen Fäserchen nur an der äußeren Oberfläche der Zellen, und zwar am reichlichsten in der Zona reticularis (Kallius).

Das Carotidenknötchen (Paraganglion intercaroticum).

Bei Säugetieren findet sich in der Nähe der Carotisgabelung, meist zwischen C. int. und ext. gelegen, ein Knötchen, welches man als Glandula carotica, Ganglion oder Glomus intercaroticum bezeichnet hat.

Es besteht aus ballenförmigen Zellhaufen (Fig. 408), zwischen denen massenhaft, vorwiegend marklose Nervenfasern durchziehen. Die Zellen sind groß, rundlich oder durch gegenseitige Pressung polyedrisch, manchmal auch zylindrisch oder platt. Sie

sind chromaffine oder phaeochrome Zellen, stammen also von embryonalen Anlagen sympathischer Ganglienzellen ab. Zwischen ihnen findet sich da und dort eine entwickelte Ganglienzelle.

Die Zellen liegen einzeln oder zu Gruppen in Nischen von Bindegewebe, das außerdem ein reichliches und dichtes Netz von Venen und Kapillaren besitzt. Diese entwickeln sich aus Ästchen einer Arterie, die aus dem Teilungswinkel der Carotis entspringt. Manche Zellen liegen unmittelbar der Gefäßwand an.

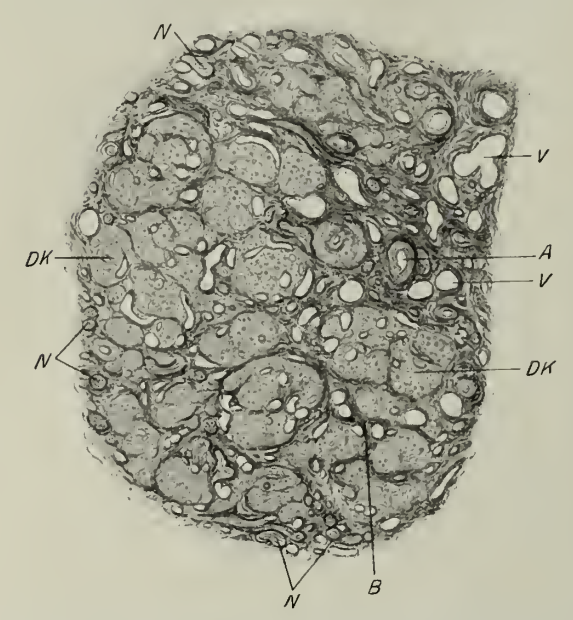


Fig. 408. Karotidenknötchen einer Hingerichteten am Querschnitt. Erlickis Flüssigkeit mit Eisessig. Malloris Bindegewebsfärbung. *A* Arterie; *B* Bindegewebe; *DK* Drüsenballen aus phaeochromen Zellen; *N* Nerven; V Venen. V. 42.

Von manchen Seiten wurde dieses Knötchen ebenfalls als Abkömmling der Kiemenspalten gedeutet (Stieda, Maurer). Beim Maulwurf wurden vereinzelte quergestreifte Muskelfasern zwischen den drüsigen Elementen beobachtet.

Das Steißknötchen (Glandula coccygea [Luschka], Glomus coccygeum).

Das Steißknötchen des Menschen (Fig. 409) besitzt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Glomus intercaroticum, weshalb ich seine Besprechung hier anschließe, obwohl es vielleicht richtiger dem Gefäßsystem anzureihen wäre; doch ist es fraglich, ob seine eigentümlichen Zellen lediglich den Wert abgeänderter Muskelzellen besitzen. Es ist ein an der Steißbeinspitze gelegenes Gebilde, welches im wesentlichen aus einem Konvolut von arterio-venösen Anastomosen im Gebiete der Arteria sacralis media besteht. Es entspricht den segmentalen Glomeruli caudales der Säugetiere. Die vielfach gewundenen und sich teilenden, anastomosierenden Gefäße besitzen alle Schichten der Arterie, nur erleidet die muskulöse Media eine wesentliche Modifikation, indem sich ihre länglichen, mit stäbchenförmigen Kernen versehenen Elementen in rundliche oder polyedrische Zellen mit rundlichen, viel schwächer färbbaren Kernen umwandeln.

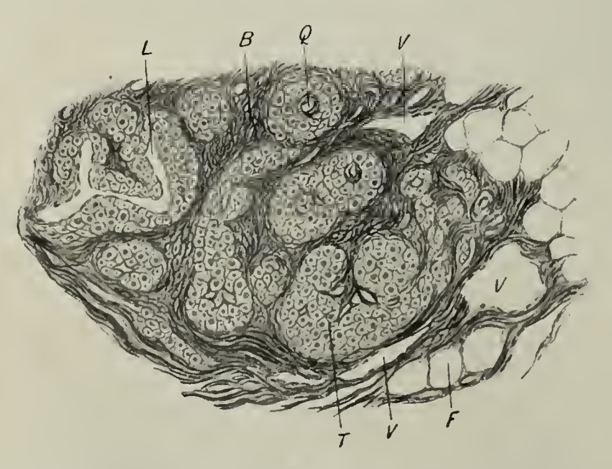


Fig. 409. Steißknötchen vom Menschen. Teil eines Durchschnittes. Müllers Flüssigkeit mit Formol, Mallorys Bindegewebsfärbung. *B* Bindegewebe; *F* extrahierte Fettzellen; *L* Gefäß im Längsschnitt; *Q* im Querschnitt; *T* tangential getroffen; zwischen den geschrumpften Zellen die (blaugefärbten) Scheidewände; *V* Venen. V. 110.

Indem diese Zellen das Endothelrohr in mehrfacher Schicht umgeben, erhält diese Umgebung ein epitheloides Aussehen. Zwischen diesen Zellen, die eine Chromreaktion nicht erkennen lassen (Stoerk, v. Schumacher), finden sich Membranellen, wie zwischen glatten Muskelzellen, welche sich oft sehr deutlich mit Elastinfarbstoffen, aber auch mit Bindegewebs-Färbemitteln darstellen lassen.

Das adventielle Bindegewebe zwischen den gewundenen Gefäßabschnitten, deren benachbarte zellige Begrenzungen gelegentlich verschmelzen, bildet ein Stroma für das Knötchen, das noch eigene Vasa vasorum enthalten kann.

Als Drüsen mit innersekretorischer Funktion hat man schließlich auch eigentümliche Zellverbände in den Keimdrüsen beider Geschlechter erkannt. Man spricht von einer

interstitiellen oder endokrinen Drüse des Hodens und des Ovariums.

Im Hoden handelt es sich um die von Leydig entdeckten, heute meist als interstitielle bezeichneten Zellen, welche im lockeren und gefäßreichen Bindegewebe zwischen den Samenkanälchen, bald spärlicher und verstreut, bald massenhaft vorkommen (Fig. 410). Es sind große, epitheloide Elemente von rundlicher oder

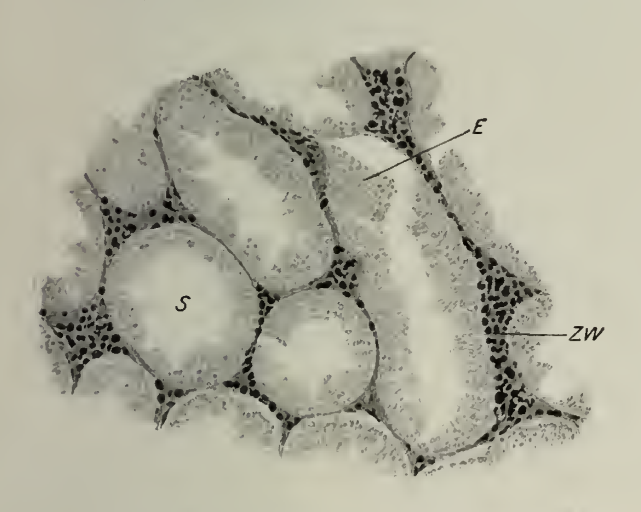


Fig. 410. Aus einem Gefrierschnitt durch den Hoden einer Maus, welcher binnen 1 Monat 8 ccm Pyrrholblau injiziert worden waren. Formalin. Alaunkarmin. Starke Blaufärbung der Zwischenzellen (hier schwarz) *ZW*. *S* Samenkanälchen; *E* Epithel durch den Schnitt von der Membrana propria abgehoben. V. 80. (Präparat von B. v. Frisch.)

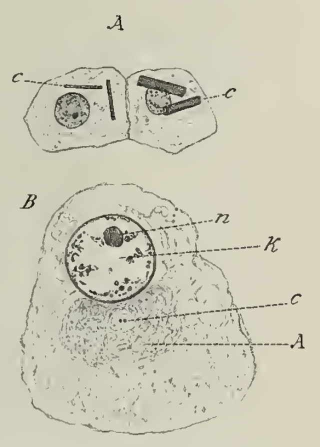


Fig. 411. *A*. Zwei interstitielle Hodenzellen von einem 28 jähr. Manne. Schnitt. Pikrinsublimat. H. E. *c* Reinkesche Kristalle (mit Eosin rot gefärbt. V. 640. *B*. Interstitielle Hodenzelle aus einem Schnitte vom Hoden des Justifizierten. Zenkers Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. *A* Sphäre; *K* Kern; *c* Zentriolen; *n* Kernkörperchen. V. 1600. (v. E.)

polyedrischer Gestalt, welche einen kugeligen Kern mit deutlichem Kernkörperchen, Kernmembran und Chromatingerüst, manchmal aber auch von ganz homogener Beschaffenheit besitzen. Er erscheint dann etwas kleiner und gleichmäßig färbbar. Neben dem Kern, der meist exzentrisch liegt, kommt ihnen auch eine Sphäre mit Diplosom zu (Fig. 411).

Die Zellen bilden oft Stränge oder umhüllen die Blutgefäße. Sie enthalten bald lezithin- oder fettartige Körnchen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen und den frischen Zellen ein dunkles Aussehen verleihen, bald mit Eisenhämatoxylin färbbare Kügelchen oder scheiden intravital aufgenommene Farbstoffe z. B. Pyrrholblau (Fig. 410) körnig aus. Auch Eiweißkristalle kann ihr Zelleib, beim Menschen häufig (Fig. 411, *A*), ausnahmsweise beim Tier, einsschließen, nadel- oder stäbchenartige Gebilde (Reinke).

Gelegentlich kann man sie beim Menschen in den frischen Zellen als dünnste Stäbchen wahrnehmen. Manchmal lassen die Zellen Vakuolen erkennen; nur ausnahmsweise begrenzen sie Hohlräume, ordnen sich also zu drüsenartigen Bildungen an.

Die physiologische Bedeutung dieser Zellen ist eine umstrittene; während nach der einen Auffassung ihre Tätigkeit die sekundären Geschlechtscharaktere bedingen soll, wird dies von anderen in Abrede gestellt. Sie stehen offenbar, wenn auch vielleicht nur in einem nutritiven Zusammenhange mit der Samenbildung, indem sie bei Tieren mit ausgesprochener Brunst die Höhe ihrer Entwicklung abwechselnd mit jener der generativen Elemente erreichen. Die interstitiellen Zellen bleiben erhalten, wenn die Samenzellen durch Röntgenbestrahlung oder durch Unterbindung des Samenstranges degeneriert sind.

Im Ovarium sind es die sog. Korn- oder Markzellen, deren Gesamtheit die interstitielle Drüse ausmacht; sie kommen bald in geschlossenen Haufen und Strängen vor, wie beim Kaninchen, Meerschweinchen, Pferd, bei der Fledermaus, bald verstreut; aber auch das Corpus luteum (vgl. S. 439) ist als eine solche aufzufassen.

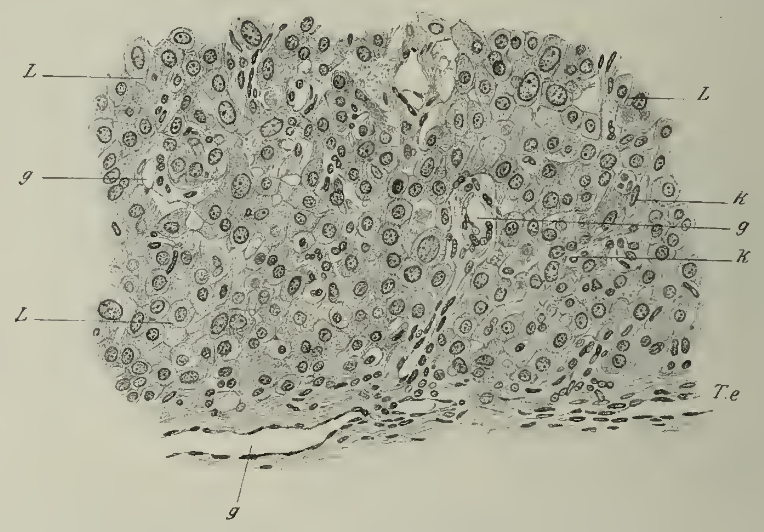


Fig. 412. Teil aus der Rinde eines gelben Körpers vom Eierstocke einer im 5. Schwangerschaftsmonate verstorbenen Frau. Zenkers Flüssigkeit. H. E. *k* Kerne der Bindegewebszellen des Retikulums in Längs- und Querschnitten; *L* Luteïnzellen; *Te* Tunica externa folliculi; *g* Blutgefäße. V. 140. (v. E.)

Am besten sind die Verhältnisse bei der Fledermaus von O. van der Stricht untersucht. Hier entwickeln sich die interstitiellen Zellen erst nach der Geburt aus bindegewebigen Elementen des Stroma; bald erhalten sie auch Zuschuß von Zellen zugrunde gehender (atresierender) Follikel und bilden dann die Hauptmasse des Ovariums.

Die Zellen sind ebenfalls groß, epitheloid, und in ihnen treten Körnchen und Tröpfchen fettartiger Natur auf, welche aber vor ihrer Ausstoßung eine Umwandlung in Lipoid erfahren. Die Körnchen schwärzen sich mit Osmiumtetroxyd, lösen sich aber in Kanadabalsam wieder auf. Das Sekret wird entweder in interzelluläre Spalten an der Oberfläche der Zellen ausgeschieden oder in drüsenartige Räume, welche aber nur während der Ovulation durch Auseinanderweichen der interstitiellen Zellen entstehen. Das Sekret soll in Lymphwege gelangen.

In analoger Weise verhalten sich die Luteinzellen (Fig. 412), welche bei manchen Tieren epithelialer Herkunft sind, nur daß bei diesen der Lipoidsekretion eine mehr seröse vorausgeht.

Die Sekrete dieser beiden interstitiellen Drüsen sind nicht gleichwertig. Das Corpus luteum erzeugt ein Hormon, das wesentlich ist für die Ernährung des Eies während seiner Wanderung, für

die Vorbereitung der Eieinbettung, die intrauterine Ernährung und die Vorbereitung der Milchdrüse zur Laktation. Doch kann Milchsekretion auch durch andere in den Kreislauf gebrachte Gewebesäfte ausgelöst werden.

Die Haut (Integumentum commune).

Die äußere Körperbedeckung besteht aus zwei wesentlichen Anteilen: einem epithelialen, der Epidermis und einem bindegewebigen, der Cutis oder dem Derma. Dieser zerfällt wieder in einen derberen, oberen Teil, die sog. Lederhaut oder das

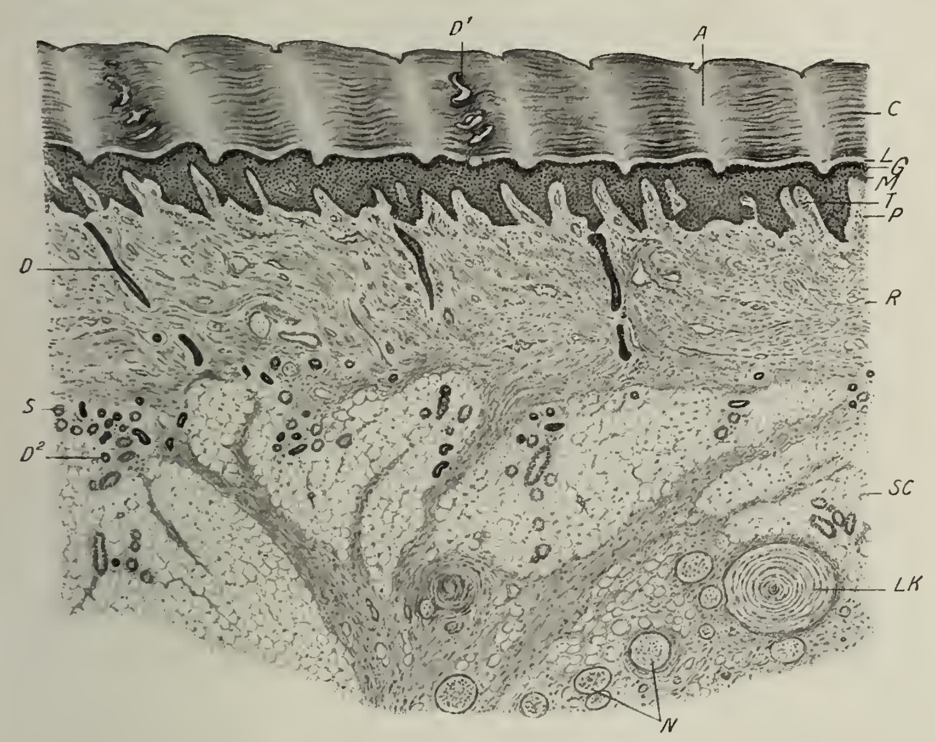


Fig. 413. Fingerhaut (Nagelglied) vom 10jährigen Mädchen, senkrecht zu den Riefen durchschnitten. Alkohol-Formalin. *A* dichtere Streifen, einer Furche zwischen den Riefen entsprechend; *C* Stratum corneum; *D* Schweißdrüsen-Ausführungsgang; bei D^1 wandlungslos im Stratum corneum; bei D^2 aufgewunden im Drüsenkörper; *G* Stratum granulosum; *L* Stratum lucidum; *LK* Lamellenkörperchen; *M* Stratum Malpighi; *N* Nerven; *P* Stratum papillare; *R* Stratum reticulare; *S* Schweißdrüsengang; *SC* Subkutangewebe; *T* Tastkörperchen. V. 30.

Corium und in einen lockeren, tieferen, die Subcutis oder das Subkutangewebe, welches an vielen Stellen sehr fettreich ist und dann als Panniculus adiposus bezeichnet wird.

Die Haut ist mit den unterliegenden Teilen meist leicht verschiebbar, manchmal, wie z. B. an den Fingerspitzen, fest und unverschieblich verbunden; an solchen Stellen fehlt das lockere Subkutangewebe.

Die Lederhaut läßt wieder eine oberflächliche, in Papillen sich erhebende und unmittelbar von der Epidermis bedeckte Lage, die Pars papillaris (Fig. 413), und eine tiefere, geflechtartige, die Pars reticularis corii, unterscheiden, die aber ganz allmählich ineinander übergehen.

Die Papillen sind an verschiedenen Hautstellen sehr mannigfach entwickelt; am höchsten in der Vola manus, der Planta pedis und an den Lippen, dagegen sehr niedrig an vielen Stellen des Rumpfes.

Im allgemeinen steht die Höhe der Papillen in Beziehung zur Dicke der Oberhaut.

In der Vola und Planta sind sie auf regelmäßigen Leistchen, den Kutisleisten, angeordnet, die einen individuell verschiedenen, aber typischen Verlauf zeigen. Zwischen den Leistchen entstehen so Furchen (Kutisfurchen), in welche die Schweißdrüsengänge einmünden.

Betrachtet man eine, z. B. durch 20%ige Salpetersäure abgelöste Epidermis von ihrer Unterfläche her, so sieht man Vertiefungen, die gruppenweise zusammenstehen und durch erhabene Leisten, welche die Kutisfurchen ausfüllen, getrennt werden. Mit diesen Leisten hängen die Schweißdrüsen-Ausführungsgänge zusammen (Drüsenleisten). Man erhält so den Eindruck eines Netzes, das als Rete Malpighi bezeichnet wird.

An anderen Stellen sind Leisten und Furchen wenig ausgebildet.

Viele von den Furchen sind aber nicht vorgebildet, sondern funktionell durch Verschiebung an der Haut entstanden, z. B. an den Gelenken. Diese funktionellen Furchen können aber schließlich stationär werden.

Das Corium ist ein geflechtartiges Bindegewebe (s. S. 118, Fig. 131), dem reichlich weitmaschige, starke elastische Fasernetze und Netzfaserplatten (Fig. 120) beigemengt sind. Gegen die oberflächliche Pars papillaris lösen sich die zusammengesetzten Bindegewebsbündel in immer feinere auf, denen auch feine elastische Fäserchen beigemischt sind, die unter dem Epithel ein feinmaschiges Netz bilden.

Gegen die Epidermis grenzt sich das Corium durch eine homogene Grenzschichte ab.

Das Unterhautgewebe ist dagegen ein lockeres Bindegewebe von lamellärem Bau mit zahlreichen Spalten zwischen den einzelnen Blättern.

An manchen Stellen enthält die Cutis auch Muskeln; bei Tieren ist das Vorkommen von Hautmuskeln sehr verbreitet. Beim Menschen finden sich glatte Muskeln in der Skrotalhaut, in der Vorhaut und in der Glans penis, im vorderen Teile des Perineums, im Warzenhof und in der Haut der Brustwarze; sehr verbreitet in der Form der Haarbalgmuskeln, Arrectores pilorum. Diese fehlen nur an Augenwimpern und Brauen, sowie an den kleinen Härchen des Augenlides, an den Haaren der Nasenhöhle (vibrissae), der Lippe und des Kinnes und sind in der Achselhöhle nur schwach entwickelt.

Alle diese glatten Muskeln gehen in elastische Sehnen über. Dies ist zum Teil auch der Fall an den quergestreiften Muskelfasern, welche im Bereiche der mimischen Gesichtsmuskulatur in die Haut einstrahlen.

Im Corium findet sich auch beim Weißen Pigment in Form ästiger, pigmentierter Zellen, regelmäßig in der Zirkumanalhaut, aber auch in der Haut des Augenlides, des Genitales und des Warzenhofes, meist an solchen Stellen, wo auch die Epidermis pigmentierte Zellen enthält.

Die Epidermis ist im wesentlichen ein verhornendes, geschichtetes Pflasterepithel und läßt zwei Hauptschichten, das oberflächliche Stratum corneum und das tiefe Stratum germinativum erkennen. Dieses wird durch Mazeration leicht in eine schleimartige Masse verwandelt, heißt daher auch Schleimschicht (Malpighi).

Bei dicker Epidermis (Fig. 413 und Taf. XI, Fig. 419) finden sich am Übergang beider Zellen, die zahlreiche Eleidinkörnchen (s. Verhornung, S. 83) enthalten und so das Stratum granulosum bilden; darüber ist eine glänzende, durchsichtige Lage mit zerflossenen Eleidinkörnern, das Stratum lucidum.

Die Fußzellen des Str. germinativum besitzen eine zylindrische Form (Str. cylindricum) und eine fein gezähnte Basalfläche, deren Zähnchen in die homogene Grenz-

schichte der Cutis eingreifen (Fig. 414).[1]) Die Zellen zeigen eine fädige Beschaffenheit parallel zur Längsachse und werden durch Interzellularspalten getrennt, welche keine deutlichen Brücken zeigen. Die höher gelegenen Zellen sind polyedrisch, mit flügelförmigen Fortsätzen (Flügelzellen) und nehmen gegen das Stratum corneum hin immer mehr abgeflachte Formen an. Sie besitzen einen Mantel aus Protoplasmafäserchen, welche durch die Interzellularbrücken, in deren Mitte manchmal deutlich eine knopfartige Verdickung (Brückenknöpfchen) zu sehen ist, von einer Zelle in die andere ziehen. Isoliert man diese Zellen, so erscheinen sie stachelig (Stachelzellen), weshalb die ganze Schicht auch als Str. spinosum bezeichnet wird.



Fig. 414. Aus einem Flachschnitt durch die Fußsohlenhaut. Mensch. Der Schnitt hat eine Drüsenleiste (vgl. *L* Fig. 83) quer getroffen, zeigt daher nur das Stratum germinativum. *EW* Stratum cylindricum mit Epithelwurzeln; *F* Flügelzellen; *Br* Brückenknöpfchen der Interzellularbrücken; *Str. sp.* Stratum spinosum; *S* Schweißdrüsengang; *Cu* seine kutikulare Auskleidung. V. 500. (Nach H. Rabl aus Mražek.)

Der Kern der Zellen ist kugelig oder oval, deutlich färbbar, mit 1—2 Kernkörperchen versehen und in den untersten Schichten der Mitose fähig.

Im Str. granulosum, das an dicken Oberhautstellen mehrere Zellreihen umfaßt, tritt um den Kern eine Höhle auf, und dieser zeigt Degenerationserscheinungen.

Im Str. corneum sind die Zellen blasenförmig bis stark abgeplattet, ihr Kern ist nicht mehr färbbar, und an seiner Stelle bleibt eine leere Lücke. An einzelnen Stellen, z. B. an der Innenseite der großen Schamlippen, an den kleinen Schamlippen, an der Eichel und an der Innenseite der Vorhaut, bleiben die Kerne erhalten. Die oberflächlichste, in Abstoßung begriffene Lage der Hornschicht wird auch als Stratum disjunctum (Taf. XI, Fig. 419) bezeichnet.

Die Drüsen der Haut sind entweder Knäuel-(Schweiß-)drüsen oder Haarbalg-(Talg-)drüsen.

[1]) Die Verbindung dieser Wurzelfüßchen mit dem unterliegenden Bindegewebe ist eine so feste, daß bei starkem Zuge, wie er z. B. beim Entstehen von Brandblasen auftritt, eher die Zellen abreißen, als daß sich diese Verbindung löste.

Die Knäueldrüsen sind über die ganze Haut verbreitet. Ihr kugeliger oder mehr kuchenförmig abgeplatteter Körper, der aus einem vielfach geschlängelten Schlauche besteht (Fig. 413 und Fig. 89, *2*), liegt meist bereits im Subkutangewebe. Der Endschlauch kann sich auch teilen. Er wird von einem einfachen Epithel ausgekleidet, das je nach dem Kontraktionszustande des Schlauches ein verschiedenes Aussehen bietet. Dieser Unterschied kann so groß sein, daß man zweierlei verschiedene Drüsen vor sich zu haben glaubt. Solche funktionelle Unterschiede dürfen nicht mit echten, die außer in der Größe hauptsächlich im Sekretionstypus zum Ausdruck kommen, verwechselt werden (s. u.). An kontrahierten Schläuchen kann das Epithel sogar mehrschichtig erscheinen, sonst zylindrisch bis kubisch, während die dilatierten Schläuche am Durchschnitt wie weite Röhren mit ganz flachem Epithel ausgekleidet erscheinen [1]).

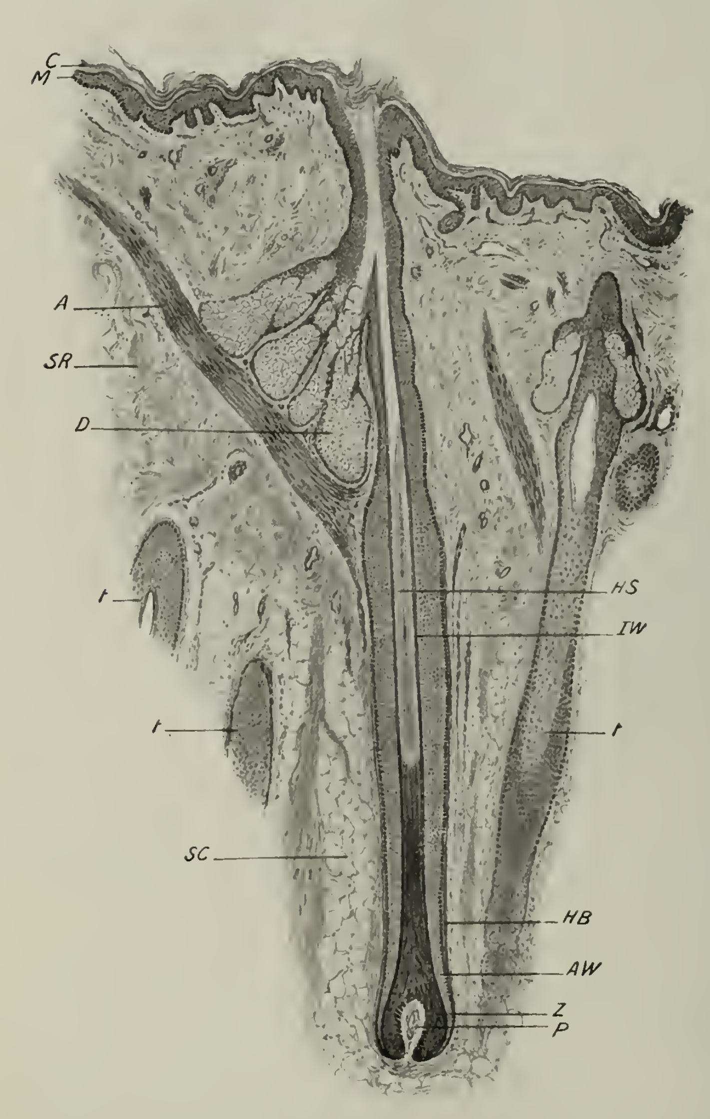


Fig. 415. Kopfhaut vom Hingerichteten. Müllers Flüssigkeit. (Haarwurzel eines voll vegetierenden Haares mit Musc. arrector (*A*) und Talgdrüse (*D*) im Längsschnitt. *C* Stratum corneum; *M* Stratum Malpighi; *SR* Stratum reticulare; *SC* Stratum subcutaneum; *P* Haarpapille; *Z* Haarzwiebel; *AW* äußere, *IW* innere Wurzelscheide; *HS* Haarschaft (markhaltig); *HB* bindegewebiger Haarbalg; *t* tangential angeschnittene Haarwurzeln. V. 32.

Der Zellkörper ist von Sekretkörnchen durchsetzt, enthält daneben auch teils Fettröpfchen, teils Pigmentkörnchen und wird an seiner freien Oberfläche von einem glänzenden, wie kutikularen Saume (Fig. 101) abgeschlossen. Zwischen die Zellen dringen kurze Sekretröhrchen ein.

[1]) Man kann oft im Verlaufe eines und desselben Schlauches diese verschiedenen Zustände beobachten. Bei der Katze kann man die Schweißdrüsen der Pfoten durch Sympathikusreizung zur Sekretion bringen und die verschiedenen Schlauchweiten je nach der Sekretion feststellen.

Die Muskelfasern, welche in rinnenförmigen Aushöhlungen der Zellen liegen, verlaufen in spiraligen Längszügen.

Auf sie folgt die Membrana propria (Fig. 102), welche in zahlreiche, zirkuläre Falten gelegt erscheinen kann, die am Längsschnitt durch die Drüse wie feine Zähnchen aussehen. Sie läßt sich deutlich mit saurem Orcein färben, scheint elastischer Natur zu sein. Der Ausführungsgang entsteht noch im Knäuel selbst, entbehrt der glatten Längsmuskeln, besitzt ein zweischichtiges Epithel, durchsetzt leicht geschlängelt das Corium und tritt stets zwischen zwei Papillen in die Epidermis ein (Fig. 83), welche er ohne eigene Wandung, an dicken Stellen korkzieherartig gewunden durchsetzt.

Die Schweißdrüsen sind verschieden groß und reichlich; am reichlichsten sind die kleinen im Handteller und in der Fußsohle, welche eine flüssige Sekretion besitzen (ekkrine Drüsen, Schiefferdecker). Besonders große, die auch einen anderen, den apokrinen Sekretionstypus zeigen (vgl. S. 92), finden sich um den After, in der Skrotalhaut, in der Achselhöhle, im äußeren Gehörgang (Gland. ceruminales), in den Augenlidern als Mollsche Drüsen. Die Endschläuche der letzteren sind nicht kugelig aufgewunden, sondern bilden mehr einen gedrehten, länglichen Körper. Ihre Ausführungsgänge münden teils in die Haarbälge der Zilien ein, teils selbständig.

Die Talgdrüsen sind mit wenigen Ausnahmen als echte Haarbalgdrüsen an die Haare gebunden, also nicht so weit verbreitet wie die Schweißdrüsen.

Unabhängig von Haaren finden sie sich in den kleinen Schamlippen, vereinzelt, manchmal auch zahlreicher am inneren Blatt der Vorhaut und in der Eichel[1]), in der Haut der Brustwarze und im roten Lippenrande.

Sie liegen stets höher als die Schweißdrüsen, im untersten Teil des Koriums (Fig. 415). Sie sind alveoläre Einzeldrüschen oder bestehen aus mehreren Endbläschen, besitzen keinen zentralen Hohlraum, sondern sezernieren nach dem holokrinen Typus, d. h. sie stellen durch nnd durch von einem geschichteten Pflasterepithel aufgebaute Gebilde dar. Die oberflächlichsten dieser Zellen sind kubisch, mit rundem, teilungsfähigem Kern, der auch gelegentlich in Mitose gefnnden wird. Weiter nach innen werden die Zellen immer größer durch Auftreten reichlicher Fettröpfchen in ihrem Inneren. Der Kern wird immer mehr von letzteren zusammengepreßt, so daß er in den innersten Zellen, die zur Abstoßung reif sind, nur mehr einen unansehnlichen, zackigen Körper darstellt.

Ihre Größe ist unabhängig von der des Haares; oft besitzen gerade sehr kleine Härchen, wie z. B. im Vestibulum nasi, sehr große Talgdrüsen.

Ihr Ausführungsgang wird von einer Fortsetzung der Epidermis ausgekleidet.

Die Haare sind elastische Hornfäden, welche aus einem frei über die Haut vorragenden Haarschaft, Scapus, und aus einer in der Haut steckenden Haarwurzel bestehen. Diese besitzt an ihrem unteren Ende, von dem das Wachstum des Haares ausgeht, eine ausgehöhlte Anschwellung, die Haarzwiebel (Haarbulbus) (Fig. 415), welche auf einer in die Tiefe versenkten Papille der Cutis, auf der Haarpapille aufsitzt.

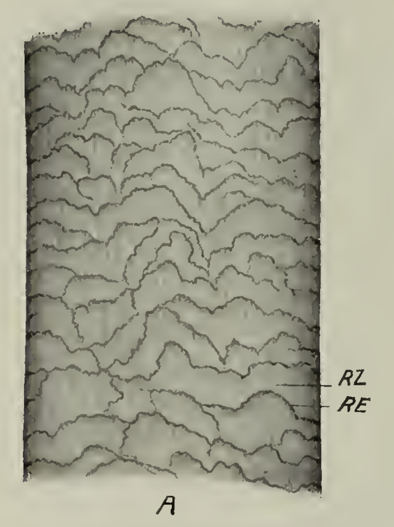
Der Haarschaft zeigt stets eine Rindensubstanz, die von einem dünnen, aus verhornten Zellplättchen bestehendem Oberhäutchen, der Epidermicula (Cuticula) bedeckt wird; ein dritter Bestandteil, das Haarmark, im Inneren der Rindensubstanz, kommt nur starken Haaren zu, fehlt aber stets an der Spitze des Haares und beim Abschluß des Wachstums auch am unteren Ende.

Das Oberhäutchen des Haares erscheint an gewaschenen und am besten in 5%iger Natronlauge entfetteten Haaren bei hoher Einstellung in Form zierlicher, in-

1) Hier hat man sie auch als Tysonsche Drüsen bezeichnet; doch sind andere Autoren der Meinung, daß Tyson nur mit Pflasterepithel ausgekleidete Krypten oder Lakunen für Drüsen gehalten hat.

einander greifender Querlinien (Fig. 416, *A*), die den freien Rändern dachziegelartig sich deckender, der Haarspitze zugewendeter Schüppchen entsprechen; im Profil gesehen (*B*) bedingen sie eine feine, ebenfalls der Haarspitze zugewendete Zähnelung der Haarränder.

Es handelt sich um ganz homogene, kernlose, verhornte Plättchen, welche man durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure isolieren kann.



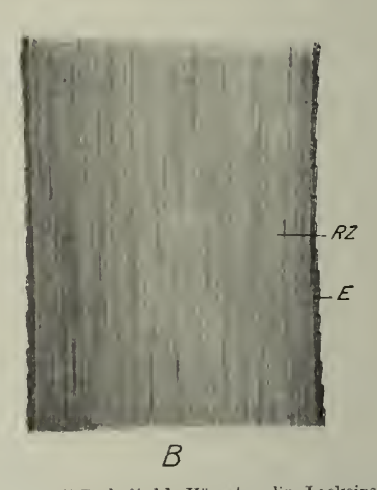


Fig. 416. Haarschaft vom Menschen. *A* Oberflächenansicht (Färbung mit Delafields Hämatoxylin, Lackeinschluß). *RE* frei gegen die Spitze des Haares gerichtete Ränder der Epidermiculaschüppchen; *RZ* durchschimmernde Rindenzellen. *B* Profilansicht (Einstellung auf den Rand, Vorbehandlung mit 5% NaOH; in Wasser gezeichnet; *E* Epidermicula. V. 380.

Durch diese Epidermicula schimmert die Rindensubstanz wie ein längsfaseriges Bündel durch. Sie besteht aus langen, ebenfalls durch Schwefelsäure isolierbaren Zellen mit tiefen Zacken an den Enden (Fig. 417), einer deutlichen, fibrillären Längsstreifung und einer stäbchenartigen Vakuole in der Mitte, die dem Kern entspricht.

Kocht man das Haar in Natronlauge, so kann man die Rindensubstanz in lange, faserige Bündelchen zerlegen, die an Bindegewebsfasern erinnern. Sie werden aus den mit ihren zackigen Enden ineinander gesteckten und auf längere Strecken zusammenhängenden Rindenzellen gebildet, deren Hornfibrillen, die von einer Zelle in die andere übergehen, gequollen sind.

Die Haarrinde enthält das Pigment teils in gelöster Form, teils, besonders bei dunklen Haaren, in Form von Körnchen und Kügelchen (Melanin). Bei älteren Individuen tritt in der Rindensubstanz interzellulär auch Luft in fein verteiltem Zustande auf, die nicht mit Pigment verwechselt werden darf. Die Luftbläschen erscheinen im auffallenden Lichte weiß und verleihen auch dem Haare dieses Aussehen (bei Canities praematura auch schon bei jugendlichen Individuen); im durchfallenden Lichte erscheinen sie schwarz bei hoher, hell bei tiefer Einstellung.

Das Haarmark besteht aus einer oder zwei Reihen annähernd kubischer oder in der Längsrichtung des Haares abgeplatteter Zellen, welche außer Pigment auch Körnchen enthalten, die wie Eleidinkörner färbbar sind. Sehr häufig enthalten sie auch Luft, so daß oft das ganze Mark im durchfallenden Lichte schwarz erscheint.

Die Haarwurzel ist in einer Tasche der Haut, der Haartasche, eingepflanzt, welche aus einer bindegewebigen Hülle, dem Haarbalg (Fig. 415), und aus zwei epithelialen Scheiden, der äußeren und inneren Wurzelscheide, besteht.

Im oberen Teil ist nur die äußere Wurzelscheide vorhanden, welche hier bis zur Einmündung der Haarbalgdrüse und teils noch in deren Ausführungsgang hinein eine Einstülpung der Epidermis mit allen ihren Schichten darstellt. Eine besondere bindegewebige Hülle fehlt hier noch; sie tritt erst von der Insertion des Musculus arrector nach unten hin als Haarbalg (Fig. 418) auf und besteht aus einer äußeren Längsfaserschichte, der elastische Fäserchen beigemengt sind, aus einer mittleren von querverlaufenden Bindegewebsbündelchen, elastischen Fäserchen und zelligen Elementen, die wahrscheinlich kontraktiler Natur sind, und aus einer inneren, die eine homogene Glas-



Fig. 417. Mittels Schwefelsäure isolierte Rindenzellen eines Haares vom Menschen. Rechts zwei zusammenhängende. V. 380.

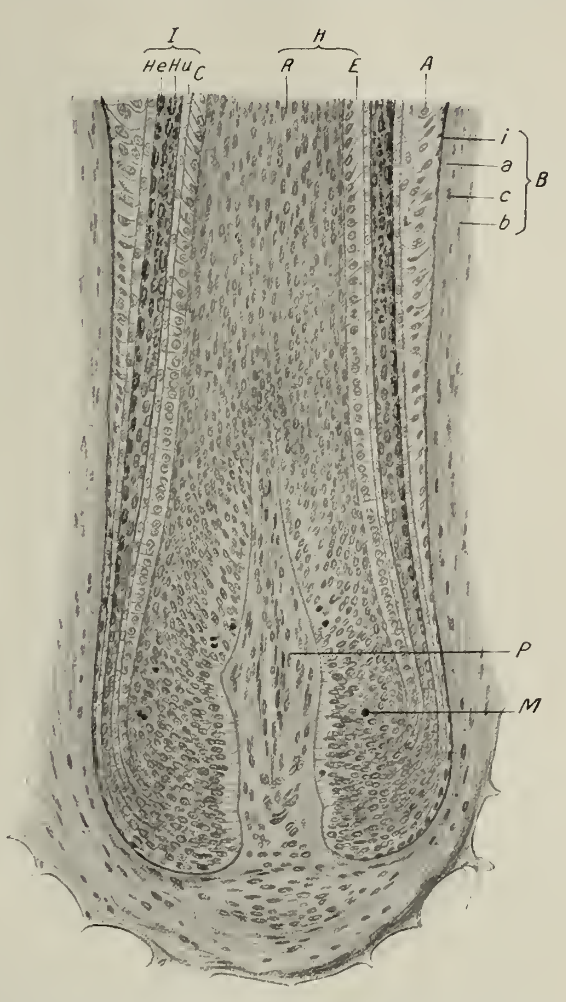


Fig. 418. Längsschnitt durch Haarzwiebel mit Papille und unterem Teil der Wurzel. Kopfhaut eines Rotblonden (pigmentarm). Zenkers Flüssigkeit. *A* Äußere Wurzelscheide; *a* äußere Lamelle der Glashaut; *B* Haarbalg; *b* äußere bindegewebige Längsschicht des Haarbalges; *c* innere zirkuläre, *C* Epidermicula der inneren Wurzelscheide; *E* Epidermicula des Haares; *H* Haarschaft; *He* Henlesche, *Hu* Huxleysche Schicht der inneren Wurzelscheide *I*; *i* innere, kutikulare Lamelle der Glashaut; *M* Mitosen im Bulbus; *P* Papille mit angeschnittener Gefäßschlinge; *R* Rindensubstanz des Haares. V. 160.

haut darstellt. Diese läßt wieder zwei Lamellen, eine äußere und innere unterscheiden, von denen die letztere nicht dem Bindegewebe anzugehören, sondern eine Ausscheidung des Epithels zu sein scheint.

Alle Schichten des Haarbalges lassen sich bis an die Haarzwiebel verfolgen, wo sie am Umschlagsrand in die Höhlung ihre Unterscheidbarkeit verlieren und auf die

Haarpapille übergehen, deren Oberfläche jedoch noch von einer Fortsetzung der Glashaut überzogen wird.

Das Innere der Papille besteht aus einem spaltenlosen Filz wirr durcheinander geflochtener Fibrillen mit ästigen Bindegewebszellen, die manchmal auch pigmentiert sein können.

Dieser Haarbalg wird von den epithelialen Wurzelscheiden ausgekleidet. Die äußere verliert an der Einmündung der Talgdrüse das Stratum corneum und besteht weiter nach unten nur mehr aus den geschichteten, kernhaltigen Zellen des Stratum Malpighi, deren äußerste (basale) Lage hohe, zylindrische Zellen darstellen, welche die epitheliale Glashaut abscheiden. Dort, wo die Haarwurzel nach unten zu dicker wird, nimmt die Zahl ihrer Schichten rasch ab, so daß zuletzt nur eine einzige Zellage übrig bleibt, die in der Haarzwiebel von der Matrix des Haares nicht mehr deutlich zu unterscheiden ist.

Diese äußere Wurzelscheide wächst auch wie die Epidermis durch Zellvermehrung in den äußeren Schichten, die den tiefen der Epidermis entsprechen, von außen nach innen.

Die innere Wurzelscheide umgibt das Haar unmittelbar bis zur Einmündung der Talgdrüse, wo sie an Längsschnitten mit einem zugeschärften, an Flächenschnitten mit einem unregelmäßigen ausgefransten Rande aufhört.

Sie ist ganz unabhängig von der Epidermis und wächst vom Grunde der Tasche mit dem Haare nach oben; daher zeigt sie in verschiedenen Höhen ein verschiedenes Verhalten. In den oberen Teilen, wo sie vollständig ausgebildet ist, macht sie am Längsschnitte den Eindruck eines doppelt konturierten, homogenen, glänzenden Streifens.

An Isolationspräparaten von der Fläche betrachtet, läßt sie Lücken erkennen, welche Interzellularlücken entsprechen. Durch Mazeration mit Schwefelsäure zerfällt sie in längliche, verhornte, kernlose Zellen, die weiter nach unten zu immer mehr an Länge zu-, dann mehr regelmäßig sechseckige Gestalt annehmen und dicht aneinander schließen.

Wie Längsschnitte durch diese tieferen Teile (Taf. XI, Fig. 420) zeigen, sondern sich diese verhornten Zellen in drei Lagen: eine äußere, die noch weiter gegen die Haarzwiebel aus homogenen, kernlosen Elementen besteht, die sog. Henlesche Schichte, eine innere, die aus voluminöseren, kernhaltigen Zellen mit reichlichen eleidinartigen Tropfen einer basophilen Substanz (Trichohyalin) im Inneren aufgebaut ist, die sog. Huxleysche Schichte; endlich zu innerst, der Epidermicula des Haares anliegend, eine Reihe kleiner quergestellter, zunächst homogener, kernloser, dann längliche quergestellte Kerne enthaltender Zellschüppchen, welche die Epidermicula der inneren Wurzelscheide bilden.

Ihre Elemente sind frei von Trichohyalin und decken sich über der Haarzwiebel ebenfalls dachziegelförmig, mit ihren freien Rändern der Haarpapille zugewendet. Während jedoch die Zellen der Epidermicula des Haares ihre freien Ränder nach außen gerichtet haben, sind die der Epidermicula der Wurzelscheide nach innen gewendet, wodurch zwischen beiden eine Art Verzahnung entsteht (Taf. XI, Fig. 420).

Gegen die Haarzwiebel werden auch die Zellen der Henleschen Schichte kern- und trichohylinhaltig. Sie sind meist an ihren Enden in fingerförmige Fortsätze gespalten oder mit Facetten versehen, während die Zellen der Huxleyschen Scheide ein unteres, kopfartig gerundetes und ein oberes, kelchförmig ausgehöhltes Ende besitzen.

Die Haarwurzel zeigt gegen die Papille zu (Fig. 418) auch bemerkenswerte Veränderungen. Die Rindenzellen gehen über in Zellen mit deutlich färbbaren, zunächst noch länglichen Kernen und dicht- und längsfaserigem Protoplasmakörper. Endlich werden die Zellen, welche durch deutliche Interzellularbrücken verbunden sind, mehr isodiametrisch, die Kerne rund. Die der Papille direkt aufsitzenden Zellen sind bei dunklen Haaren reichlich mit Pigmentkörnchen erfüllt, während die Anlage der Epidermicula stets frei davon ist. Das Pigment tritt in den Zellen selbst auf; außerdem



Erklärung zu Tafel XI

Fig. 419. Senkrechter Durchschnitt durch die Epidermis der Sohlenhaut vom Hingerichteten Zenkers Fl. D.H.E. G Blutgefäß; P Papillen des stratum papillare; Stcl stratum cylindricum; St M str. Malpighi; Stg str. granulosum; Stl str. lucidum; Stc str. corneum. Std. str. disjunctum; SD Schweißdrüsen-Ausführungsgang im Korium; SD' derselbe wandlungslos in der Hornschicht. V. 110.

Fig. 420. Aus einem Längsschnitt durch die Haarwurzel in der Kopfhaut des Hingerichteten. Müllers Fl. H. E. Übergang der körnigen (Hu') in die homogene (Hu) Huxleysche Scheide. V. 160.

Fig. 421 und 422. Querschnitte durch Haarwurzeln in verschiedenen Höhen. (Fig. 421 höher als Fig. 422.) Kopfhaut vom Hingerichteten. Zenkers Fl. V. 160.

AW äußere Wurzelscheide
C Epidermicula der inneren Wurzelscheide
E Epidermicula des Haares
G epitheliale / G' bindegewebige } Glashaut des Haarbalges
HB bindegewebiger Haarbalg
He Henlesche / Hu Huxleysche } Schicht
R Rindensubstanz des Haares

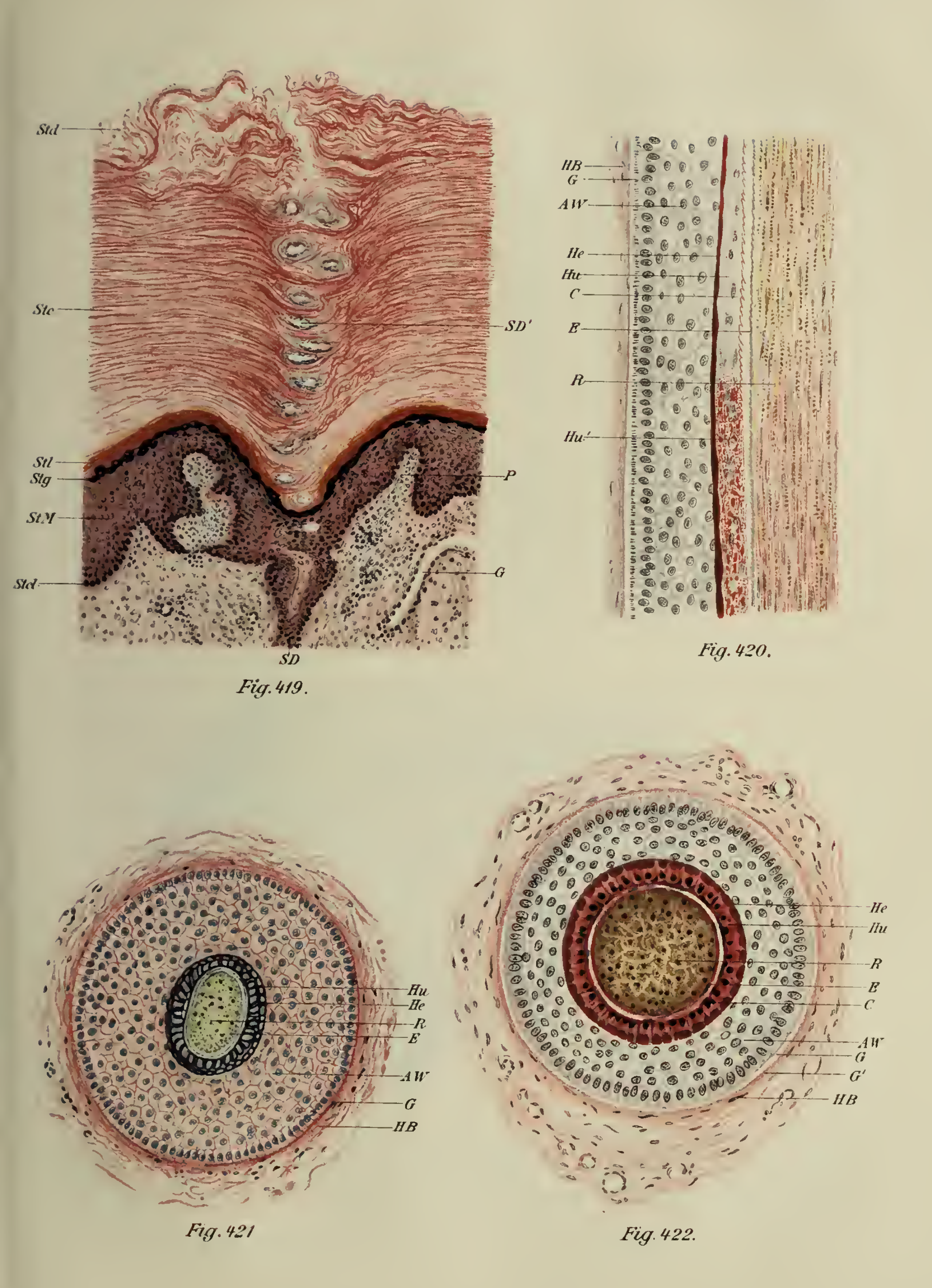


Fig. 419.

Fig. 420.

Fig. 421

Fig. 422.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

findet man aber auch zwischen den Zellen Pigment in ästigen Figuren, die verzweigten Pigmentzellen ähnlich sind, aber nur interzelluläre Pigmentablagerungen darstellen (vgl. S. 84).

Auf der Spitze der Papille sitzen Zellen, die weiter aufwärts in die abgeplatteten Haarmarkzellen übergehen.

Die Plättchen der Epidermicula werden nach unten zu ebenfalls kernhaltige Zellen (Fig. 418, *E*), welche sich aus ihrer nach oben gewendeten Lage immer mehr der horizontalen nähern, so daß sie in der Gegend der Papille senkrecht stehen auf der Oberfläche des Haares. Endlich gehen auch sie in isodiametrische Zellen über.

Die Tatsache, daß sich die Zellen der Epidermicula nach oben zu, die der Epidermicula der inneren Wurzelscheide nach unten zu umlegen, ist nur erklärlich, wenn man annimmt, daß während des Wachstums des Haares die innere Wurzelscheide in den tieferen Partien rascher wächst, als das Haar und sich über dieses emporschiebt. Dabei läßt die geschilderte Verzahnung der Epidermiculae nur eine Bewegung nach oben zu.

Diese Verzahnung am Längsschnitte wurde aber auch so wie die einer Schraube in ihrer Mutter gedeutet (Henle), woraus man den Schluß zog, daß das Haar beim Emporrücken herausgeschraubt werde. Das ist aber schon deshalb ausgeschlossen, weil die Haare in den seltensten Fällen kreisrunden Querschnitt besitzen.

Querschnitte durch Haarwurzeln in verschiedenen Höhen werden ein sehr verschiedenes Aussehen zeigen, das nach dem Gesagten und bei Betrachtung der Figuren 420 und 422 (Taf. XI) ohne weiteres verständlich wird.

Nur an wenigen Stellen sind die Haare senkrecht eingepflanzt, die meisten stecken schief in der Haut und sind außerdem in wirbelartigen Figuren angeordnet; man kann daher reine Längs- und Querschnitte nur nach genauer vorheriger Orientierung über die Stellung des einzelnen Haares erhalten. Weiter sind die Haare nicht gleichmäßig in der Kopfhaut verteilt, sondern stehen in Gruppen von 2—5, die man als Haar-

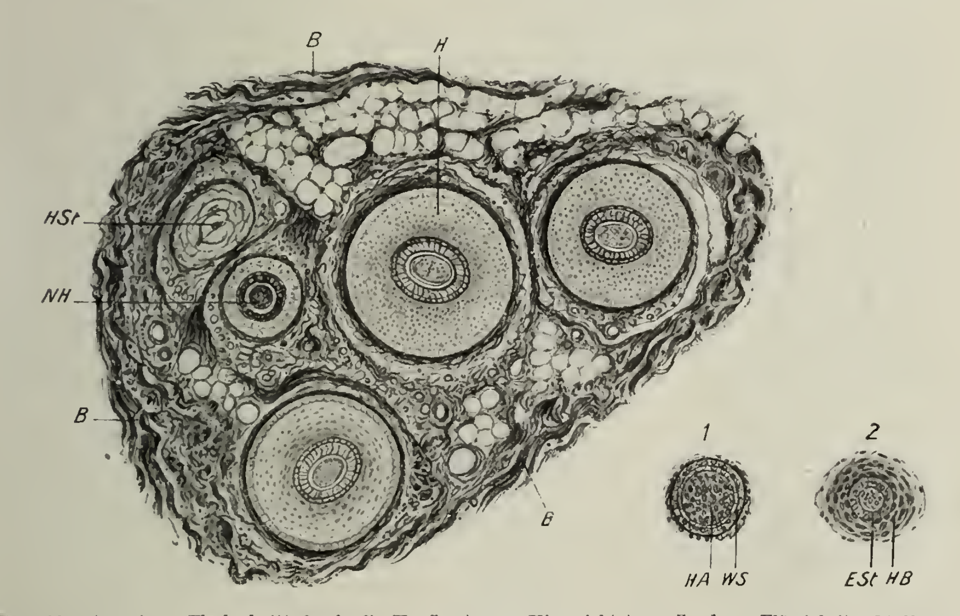


Fig. 423. Aus einem Flachschnitt durch die Kopfhaut vom Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. Links: ein Haarkreis. *B* Bindegewebsgrenzen; *H* vollvegetierendes Haar; *NH* ein neugebildetes Haar auf der Wanderung nach unten; *H St* Haarstengel eines ausgestoßenen Haares. Unten: *1* die Stelle des Haarstengels *H St* der Hauptfigur in der Serie 150 μ höher hinauf verfolgt: Anlage des neuen Haares (*HA*) auf der alten Papille; *W S* Wurzelscheide. *2* abermals 50 μ höher; *E St* Epithelstrang; *HB* ringfaserige, verdickte Schichte des Haarbalges. V. 70.

kreise bezeichnet und welche an Flachschnitten durch die Haut oft eine schärfere Abgrenzung gegeneinander zeigen können (Fig. 423).

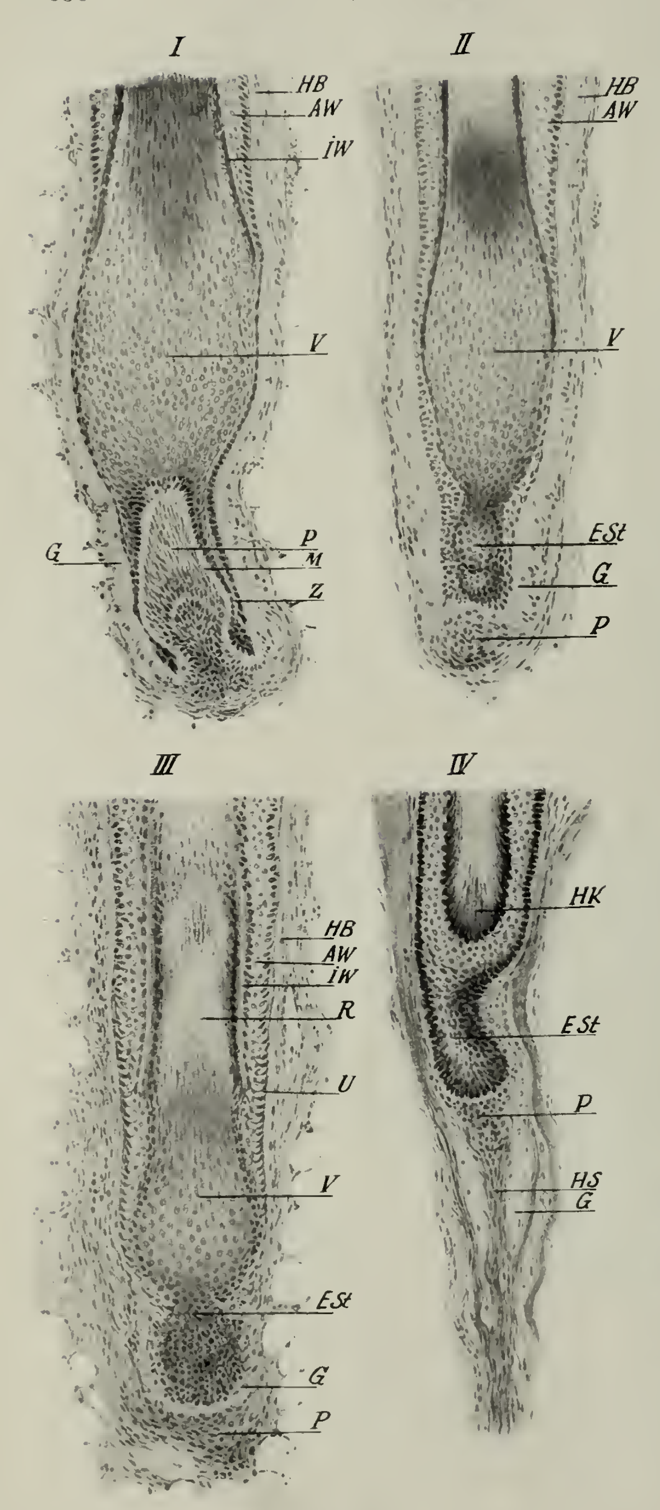


Fig. 424. Vier aufeinanderfolgende Haarwechselstadien vom Menschen. Aus lebenswarm in Zenkers Flüssigkeit fixierter Kopfhaut eines blonden jungen Mannes. *AW* äußere Wurzelscheide; *ESt* Epithelstrang; *G* Glashaut; *HB* Haarbalg; *HK* Haarkolben; *HS* Haarstengel; *IW* innere Wurzelscheide; *M* Grenzhaut an der Oberfläche der Papille *P*; *U* Umbiegung der Zellen der äußeren Wurzelscheide nach oben; *V* kolbenförmige Verdickung durch Emporschieben des Zellmateriales entstanden; *Z* zweischichtiger Zellbelag an der Oberfläche der Papille. V. 000.

Wechsel und Wachstum der Haare.

Die Haare eines Haarkreises zeigen meist verschiedene Vegetationszustände, denn sie haben eine beschränkte Lebensdauer und werden von Zeit zu Zeit abgestoßen.

Bei den wild lebenden Tieren gibt es eine bestimmte Zeit des Haarwechsels (Mauser); beim Menschen und bei den domestizierten Tieren ist ein ganz allmählicher Haarwechsel vorhanden, er geht also gleichsam unbemerkt vor sich, indem er stets nur das eine oder das andere Haar eines Haarkreises betrifft.

Die längste Lebensdauer haben die langen Kopfhaare der Frauen, sie beträgt nach Pinkus 3—5 Jahre; die kürzeste haben die Cilien (3–4 Wochen, nach Donders und Moll).

Der Haarwechsel leitet sich damit ein, daß die Produktion von Matrixzellen an der Oberfläche der Papille zum Stillstand kommt. Bisher stand der Wachstumsdruck der Haarzwiebel im Gleichgewicht mit dem ihrer Umgebung. Entfällt

nun der erstere, so gewinnt der letztere die Oberhand, und er genügt, um die Haarzwiebel von der Papille abzuheben. Dies geschieht so, daß die Zellen des Bulbus an den Seitenabhängen der Papille emporgedrängt werden, so daß diese von immer weniger, zuletzt nur von einer zwei- bis einfachen Zellage (Fig. 424, *I*, *Z*) bedeckt wird. Dabei erfahren die Zellen der Papille manchmal eine deutliche Verlängerung in der Schubrichtung (bei *P*), was wohl auf einen Zug in dieser Richtung oder Druck senkrecht darauf deutet. Schließlich verschwinden die letzten, die Papille deckenden Zellen, wobei manche der Resorption zu verfallen scheinen, und das gesamte Zellmaterial des Bulbus ist über der Papillenspitze zusammengedrängt in Form eines kurzen Epithelzapfens (*II*, *ESt*), der nach oben in eine kolbenförmig verdickte Masse unverhornter Zellen (*V*) übergeht. Die sich stark verkleinernde Papille wird von obenher eingedellt und sinkt förmlich zu einem unscheinbaren Zellhäufchen zusammen, das durch die verdickte Glashaut vom unteren Haarende getrennt wird. Indem nun dieses verdickte untere Haarende allmählich innerhalb des Haarbalges in die Höhe gedrängt wird, was auch an einer eigentümlichen Umbiegung der inneren Enden der äußersten Zellen der äußeren Wurzelscheide (*III*, *U*) sichtbar ist, faltet sich die verdickte Glashaut, die mitgeschoben wird, während die übrigen Schichten des Haarbalges unter der Papille zusammenfallen und einen gefäßhaltigen Bindegewebsstrang, den Haarstengel von Wertheim (*IV*, *HS*) bilden. Erst wenn das verdickte solide Haarende in die Höhe des Arrektoransatzes gelangt ist, verhornt das Haarende vollkommen und wird zu dem besenartig aufgefaserten Haarkolben (*IV*, *HK*), der in einer verdickten Masse unverhornter Zellen, dem Haarbeet (Fig. 425, *HB*) steckt. Ein solches Haar wird als Kolben- oder Beethaar bezeichnet.

Fig. 425. Kopfhaut vom Hingerichteten. Kochsalz-Sublimat. Ein hoch emporgerücktes, in der Ausstoßung begriffenes Haar. Man vergleiche damit die Fig. 415. *A* M. arrector; *a* durch Sekretstauung erweiterter Haarbalg; *D* Talgdrüse; *E St* Epithelstrang; *H B* Haarbeet; *H K* Haarkolben; *H St* Haarstengel; *IW* Umschlagsrand der inneren Wurzelscheide; *N* Nervendurchschnitte; *P* Papille, von der das Kolbenhaar abgehoben wurde; *SD* Schweißdrüse. V. 42.

Bei diesem Emporwandern scheint ein guter Teil des Zellmaterials der Haarwurzel gänzlicher Resorption zu verfallen.

Mit dem Haare erleidet auch die innere Wurzelscheide eingreifende Veränderungen, indem sie bis an den Haarkolben verhornt, hier ebenfalls aufgefasert wird und mit diesem verschmilzt. Ihr unteres Ende wird dabei manchmal eingestülpt (Fig. 427, *v*), was ebenfalls ein Beweis für die von unten nach oben wirkende Schubkraft ist.

Der Haarbalg scheint teils passiv zusammengepreßt zu werden, teils in seiner

inneren Ringfaserlage, welche ebenso, wie die Glashaut, eine Verdickung erfährt, sich aktiv zu kontrahieren, wodurch das Haar und mit ihm die Papille allmählich in die Höhe rückt. Man sieht nämlich an Querschnitten durch den unteren Teil des Haarbalges um die gefaltete Glashaut konzentrisch geschichtete Zellen mit langen Kernen (Fig. 423, *2 HB*), die den Eindruck von glatten Muskelzellen machen, durch deren Kontraktion das Haar emporgetrieben wird. Die gequollene Glashaut kann dabei in enge Falten zusammengeschoben werden (Fig. 426).

Die äußere Wurzelscheide wird teils auch zusammengeschoben, so daß sie buchtige Ränder zeigt, in welche die Glashaut wie mit feinen Zacken eingreift, teils resorbiert. Ihr Rest erscheint um den Haarkolben verdickt und bildet das sog. Haarbeet, während sie

Fig. 426. Längsschnitt durch ein in Ausstoßung begriffenes Haar, unter welchem die Neubildung des Ersatzhaares begonnen hat. Kopfhaut eines Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit, Mallorys Bindegewebsfärbung. *B* epithelialer Überzug der wiederherabrückenden Papille (zukünftiger Bulbus); *ESt* Epithelstrang; *G* durch das Emporrücken stark gefaltete und hyalin veränderte Glashaut; *HB* Haarbeet; *HK* Haarkolben; *HS* Haarstengel; *P* Papille (wieder anschwellend); *Z* zu einer Art Sphinkter zusammengeschobene zirkuläre Elemente des Haarbalges. V. 80.

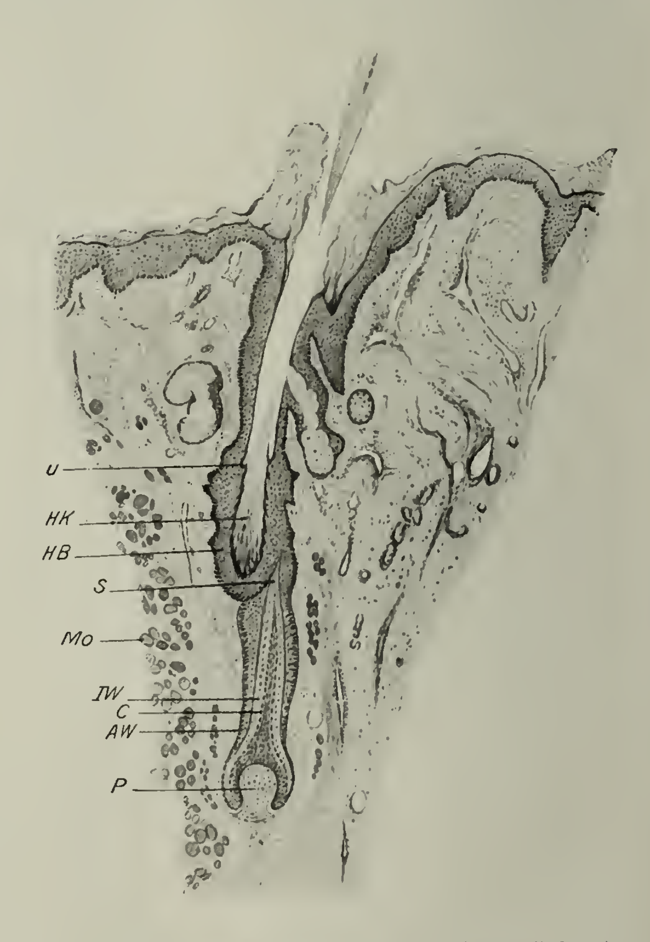


Fig. 427. Eine in Ausstoßung befindliche Augenwimper mit darunter angelegter Ersatzcilie. Mensch. Müllers Fl. *AW* Äußere Wurzelscheide des Ersatzhaares; *C* Kutikula der inneren Wurzelscheide; *HB* Haarbeet; *HK* Haarkolben des ausfallenden Haares; *IW* innere Wurzelscheide, einen bei *S* geschlossenen Kegel bildend; *Mo* Musc. orbic; *P* Papille; *u* Umschlagsrand der inneren Wurzelscheide. V. 42.

zwischen Kolben und Papille zu einem dünnen, zelligen Strang, dem Epithelstrang (Fig. 426), wird, der allerdings auch Elemente des ursprünglichen Bulbos enthält.

So ist die Papille allmählich bis in die Gegend des Arrektoransatzes gerückt, das Kolbenhaar in die der Talgdrüse (Fig. 425), wo es liegen bleibt und erst bei der Bildung eines neuen Haares vollends ausgestoßen wird.

Der Weg, den die Papille zurücklegt, ist ein sehr bedeutender und beträgt mehr als die halbe Haarbalglänge.

Man trifft also an senkrechten Durchnitten durch die Kopfhaut die unteren Enden der Haare in sehr verschiedenen Höhen zwischen dem unteren Rande des Panniculus adiposus, wo die Papillen der voll ausgebildeten Haare sitzen, bis zur Gegend der Talgdrüsen.

Die Entwicklung des neuen Haares geht von der alten Papille aus und verläuft ganz ähnlich, wie die embryonale Entwicklung.

Die Entwicklung der Haare.

Diese beginnt bereits am Ende des dritten Monates und betrifft zuerst die Haare der Stirne und die Augenbrauen, später die des Rumpfes und zuletzt die an den Extremitäten.

Als erste Spur sieht man eine Verdickung der Epidermisanlage, die sich nach oben, bald aber auch nach der Tiefe zu vorwölbt, vornehmlich durch die Verlängerung der basalen und durch Vermehrung der mittleren Zellen (Fig. 428, *1*).



Fig. 428. Zwei frühe Haaranlagen von der Stirnhaut eines 3monatigen Embryos. Zenkers Fl. *1* Erste Anlage; *HC* Haarkanalzellen; *HK* Haarkeim; *G* Grenzhaut des Koriums; *P* Anlage der Papille. — *2* *HK* Haarkegel; *HB* Anlage des Haarbalges; *W* der äußeren Wurzelscheide. V. 740.

Schon um diese Zeit kann man in Berührung mit diesem Epithelknopf (Haarkeim) eine dichtere Ansammlung von Mesodermzellen als Anlage der künftigen Haarpapille sehen. Der Epithelknopf wächst zu einem Zapfen, dem Haarzapfen, aus, dessen unteres Ende sich flaschenförmig verdickt (*2*) und von der Papille eingestülpt wird, wodurch der Bulbus entsteht, während um den in die Tiefe rückenden Epithelzapfen Mesodermzellen sich dichter aneinander legen zur Anlage des Haarbalges.

Am Halse des Epithelzapfens, der meist schräg zur Hautoberfläche gerichtet ist, entstehen an der Seite, welche mit der ersteren den stumpfen Winkel bildet, zwei höckerartige Epithelverdickungen, wovon die obere (Fig. 429) der Anlage der Talg-

drüse, die untere dem Ansatz des Arrektor entspricht, jener Stelle, an der später, bei Ausstoßung des Haares, das Kolbenhaar liegen bleibt (Haarbeet).

Über der Papille beginnen sich die Zellen zu strecken und bilden einen Kegel (Haarkegel, Fig. 428, *2*), die Anlage des Haares und der inneren Wurzelscheide. Bald differenziert sich ein innerer, pigmenthaltiger Zellenkegel zur eigentlichen Haaranlage, während die äußeren Zellen hell, pigmentlos bleiben und über der Haaranlage einen zunächst vollkommen geschlossenen, spitzen Kegel, die Anlage der inneren Wurzelscheide bilden (Fig. 427).

Über der Spitze entsteht im Epithel ein kanalartiger Raum (Fig. 429, *4*), der parallel zur Oberfläche umbiegend, sich in die Epidermis hinein fortsetzt, der sog. Haarkanal. In diesen wächst das Haar hinein, nachdem es den äußeren Kegel, die innere Wurzelscheide, infolge rascheren Wachstums durchbrochen hat; so kommt das Haar zunächst noch innerhalb der Epidermis mit umgebogener Spitze zu liegen. Erst später weichen die Zellen auseinander, und der Schaft des Haares tritt frei hervor.

Fig. 429. Zwei spätere Haarentwicklungsstadien vom Kinn eines 5 monatigen Embryos. Pikrinsublimat Delaf. H.E. *3 A* Anlage des Musc. arrector; *B* Wulst (Haarbeet); *D* Anlage der Talgdrüse; *Z* Haarzwiebel; *P* Papille; *HA* junge Haaranlage (Haarzapfen). V. 160. — *4 AW* äußere, *IW* innere Wurzelscheide; *HS* Haarschaft, *K* Haarkanal; *C* Stratum corneum. V. 110.

Schon zur Zeit der Geburt und hernach erfolgt ein allgemeiner Wechsel der Haare, eine Neubildung nach dem Typus des späteren Haarwechsels.

Die Neubildung des Ersatzhaares geht, wie erwähnt, von der alten, hoch emporgerückten Papille aus. Unterhalb des Haarkolbens befindet sich der kurze Epithelstrang (Fig. 424, *IV*, *ESt*), der aus indifferenten Zellen, die zum Teil aus den Matrixzellen hervorgegangen sind, zum Teil von der äußeren Wurzelscheide stammen, besteht. Diesen Zellen liegt wie eine Kappe die kleine, atrophische Papille auf, unter welcher der Haarbalg als Haarstängel zusammengefallen in die Tiefe zieht (Fig. 425).

Auf dieser Papille, die wieder an Volumen zunimmt und dadurch das konvexe Ende des Epithelstrangs einstülpt (Fig. 425, *P*) entsteht ein Haarkegel, die Zellen vermehren sich reichlich und drängen die Papille in die Tiefe (Fig. 426). Während des

Hinabrückens wird der Haarkegel länger, das Haar durchbricht wieder die innere Wurzelscheide und wächst vorbei an dem alten Haar, indem sich auch hier eine Art Haarkanal bildet. Es liegen nun ein Kolbenhaar und ein neugebildetes nebeneinander (Fig. 427); erst, wenn letzteres durchbricht, wird das alte gelockert und fällt aus.

Die Nägel.

Die Nägel entstehen beim Embryo am Ende des dritten Monates als verhornende, dünne Platten zwischen den Epithelzellen der Epidermis. Eine schräg nach hinten gerichtete, solide Epidermiseinstülpung ist bestimmt, den später bedeckten Teil des Nagels und seine Wurzel aufnehmen. Sie ist außen an einer leichten, gegen die Fingerspitze offenen Bogenfurche kenntlich, deren Konvexität von einer Epithelverdickung, der Anlage des späteren Nagelwalles, gebildet wird.

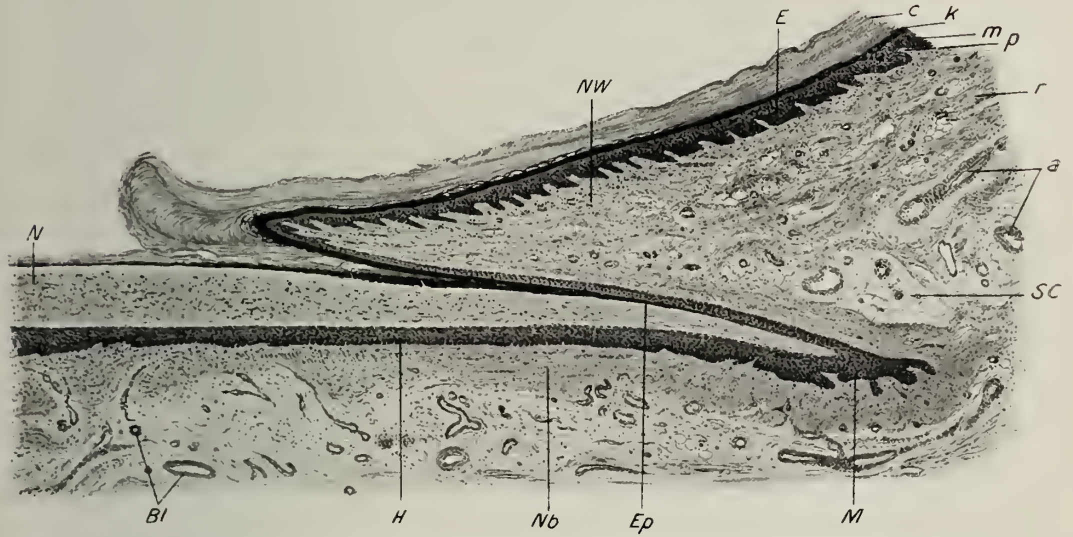


Fig. 430. Längsschnitt durch die Nagelwurzel und einen Teil der freien Nagelplatte. Kleiner Finger einer 70jähr. Frau. Zenkers Flüssigkeit. *Bl* Blutgefäße des Nagelbettes; *E* Epidermis der dorsalen Fläche des Nagelwalles; *Ep* Eponychium; *H* Hyponychium; *M* Matrix des Nagels; *N* freie Nagelplatte; *Nb* Nagelbett; *NW* Nagelwall; *a* Arterien; *c* Stratum corneum; *k* Stratum granulosum; *m* Stratum Malpighi; *p* Stratum papillare; *r* Stratum reticulare; *sc* subkutanes Fett. V. 26.

Die unverhornten Zellen unter der Platte bilden das Hyponychium, das dem bindegewebigen Nagelbette aufruht und gegen die Wurzel des Nagels zur Matrix wird. Oben wird der Nagel ebenfalls bedeckt, vom Eponychium, einer dünnen, verhornten Schichte. Die Nagelplatte wächst gleichsam von vorn nach hinten in die Epidermiseinstülpung hinein, wodurch diese zum Nagelfalz, der bedeckende Hautteil zum Nagelwall wird. Das Eponychium fällt dann im vorderen Teil ab, wodurch die Nagelplatte frei wird. Diese wird dann in ihrem freien Teile auch seitlich von zwei Hautfalten, dem seitlichen Nagelfalz, bedeckt.

Am fertigen Nagel bleibt vom Eponychium nur ein zarter Saum verhornter Zellen am freien Rande des Nagelwalles. Es geht im Nagelfalz über in die Hornschicht der Epidermis, welche den hinteren Teil des Nagels bedeckt.

Der vordere Rand des Nagels überragt frei die Spitze des Fingers; beim Embryo wird der vordere Rand durch einen Querwulst gebildet, der am Längsschnitte sich hornartig erhebt und als rudimentäres Sohlenhorn gedeutet wird.

Die Nagelplatte (Fig. 430), welche meist eine deutliche Längsstreifung erkennen läßt, besteht, wie andere Hornbildungen, aus verhornten Zellen. Man kann diese ungemein dicht gedrängten Nagelzellen, zwischen denen nichts von Interzellularbrücken und -lücken zu sehen ist, durch Erwärmen in starken Laugen oder konzentrierter Schwefelsäure als polygonale Plättchen isolieren. Sie lassen nichts von fibrillärer Struktur, in der Mitte aber noch einen Rest des Kernes erkennen.

Die Hornmasse ist an der Oberfläche der Nagelzellen dichter, während innen noch eine weichere Substanz enthalten ist. Diese Nagelzellen vereinigen sich zu blattartigen Lagen, den Nagelblättern, welche, mit ihren freien Rändern nach vorn gerichtet, sich dachziegelartig decken.

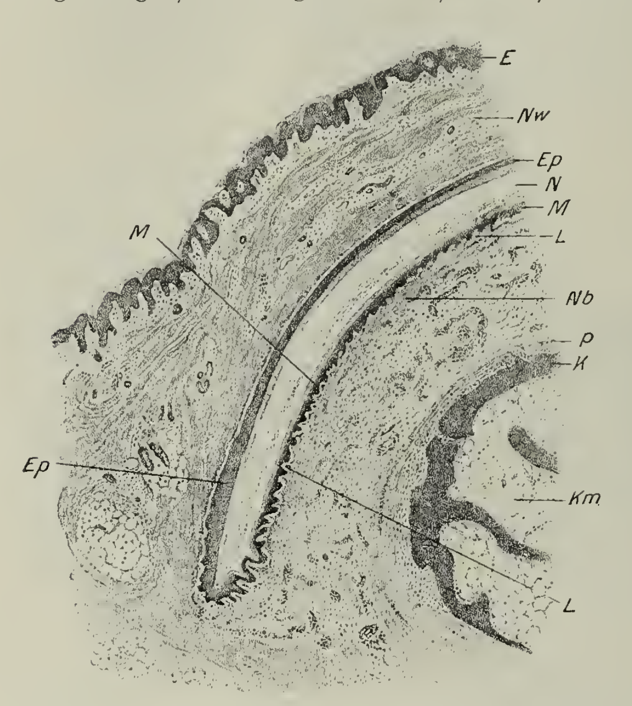


Fig. 431. Von einem Querschnitt durch den bedeckten Teil eines Nagels des Erwachsenen. Müllers Fl. H. E. *E* Epidermis des Nagelwalles; *Ep* Eponychium; *K* Knochen der Endphalanx; *Km* Knochenmark; *L* Längsleisten der Nagelmatrix; *M* Matrix des Nagels; *N* Nagelplatte; *Nb* Fortsetzung des Nagelbettes nach rückwärts; *Nw* Nagelwall; *P* Periost. V. 25. (Nach H. Rabl aus Mraček.)

Gegen den bedeckten Teil des Nagels hin oder in diesem enthalten die Nagelzellen kleinste Vakuolen, welche das Licht stark reflektieren, in einem nach vorn scharf mit einer konvexen Linie begrenzten Felde, der sog. Lunula. Diese ist am Daumen stets nach vorn vom Nagelwall sichtbar als weißliches Segment, manchmal auch am Zeige- und Mittelfinger, während sie an den beiden letzten in der Regel vom Nagelwall bedeckt erscheint. Sie ist auch am isolierten Nagel sichtbar und erscheint im durchfallenden Lichte dunkel.

Unter dem Mikroskope sieht man in den Nagelzellen der Lunula kleine, dichtgedrängte, rundliche und bräunliche, körnchenartige Gebilde; man hat sie für Eleidin gehalten, doch färben sie sich nicht und sind schwächer lichtbrechend als die Hornsubstanz. Wahrscheinlich sind es Gasbläschen (H. Rabl).

Das Nagelbett zeigt am Querschnitt dichtgestellte, papillenartige Erhebungen (Fig. 431); es handelt sich aber um Querschnitte von Längsleisten der Cutis. Sie werden gegen die Wurzel zu immer niedriger und gehen in unregelmäßige, papillenartige Erhebungen über, welche hauptsächlich von den Matrixzellen des Nagels bedeckt werden. Von diesen wird eigentlich die Nagelsubstanz erzeugt; aber auch vom Nagelbett aus, und zwar bis zum freien Rande der Lunula, wächst der Nagel in die Dicke; endlich, ganz im Grunde der Nageltasche, — der bindegewebigen Aussackung, in welcher Wurzel und bedeckter Teil des Nagels stecken —, scheint sich auch das Eponychium an der Bildung von Nagelzellen zu beteiligen. Dieser Teil ist frei von Eleidin; ebenso Matrix und Hyponychium, dagegen findet es sich im übrigen Eponychium. Das ist ein Beweis, daß das Eleidin nichts mit der Verhornung zu tun hat.

Das Corium des Nagelbettes ist sehr derb, vollkommen fettfrei, und seine Bündel

strahlen als Retinacula unguis unmittelbar in das Periost und sogar als Sharpeysche Fasern in den Knochen der Phalanx ein. Auch elastische Fasern und zahlreiche Gefäße finden sich im Nagelbett.

Die Längsleisten werden von einem dichten, oberflächlichen Kapillarnetz eingenommen, das die rosige Farbe des Nagels beim Lebenden bedingt; in der Tiefe finden sich klaffende und muskellose Venen und Übergänge kleinster Arterien in solche (arterio-venöse Anastomosen).

Auch Lymphgefäße und Nerven sind im Nagelbett nachgewiesen; letztere endigen teils in Endbüschen, teils in Golgi-Mazzonischen Körperchen, dringen als feine Ästchen in die Lamellen des Corium und als marklose Fäserchen auch in die ausfüllenden Epithelleisten, um hier frei zu endigen.

Die Gefäße und Nerven der Haut.

Die Arterien der Haut bilden ein in der unteren Schichte der Lederhaut gelegenes Flächennetz, das mit den gröberen Verzweigungen im subkutanen Gewebe und mit benachbarten Arterien zusammenhängt und als kutanes Netz bezeichnet wird. Aus ihm gehen Kapillaren hervor, die im Corium spärlich sind, dagegen reichlich das Fettgewebe des tiefer gelegenen Panniculus adiposus, die Schweißdrüsenknäuel versorgen und an jede Haarpapille ein Ästchen abgeben. Zu den Knäueldrüsen treten besondere Arterienästchen, welche die Schläuche mit Kapillaren umspinnen.

Außerdem steigen Ästchen empor, die ein zweites, subpapilläres Netz bilden, aus dem sich feinste Endarterien entwickeln. Diese liefern die Kapillarschlingen der Papillen und Ästchen für die Talgdrüsen und Haarbälge.

Die Papillen besitzen einfache oder geteilte Schlingen, welche dort, wo Tastkörperchen enthalten sind, weniger hoch emporreichen. Sie sind außer für die Ernährung der Epidermis auch für die Wärmeregulation von Bedeutung.

Die Venen bilden ein subpapilläres und ein darunter gelegenes zweites und endlich in der Tiefe ein drittes Netz. Die aus den kapillaren Netzen der Schweißdrüsen sich sammelnden Venen gehen nicht mit den Arterien, sondern steigen empor, um in das subpapilläre Netz zu münden. Man hat diese Anordnung fälschlich für ein Wundernetz gehalten.

Die Lymphgefäße sind sehr reichlich; weite Kapillaren in der Papillarschicht, jedoch tiefer als die Blutkapillaren gelegen, sammeln sich zu klappenführenden Gefäßen, denen sich im Corium noch ein zweites Kapillarnetz anschließt. Auch die Schweißdrüsen erhalten Kapillaren, nicht aber die Fettläppchen des subkutanen Gewebes.

Im allgemeinen zeigt die Anordnung der Lymphgefäße Ähnlichkeit mit jener der Blutgefäße.

Die Nerven der Haut, welche besonders reich im Handteller und in der Fußsohle entwickelt sind, bilden an der unteren Grenze des Subkutangewebes, wie im Corium, starke, markhaltige Plexus. Von letzteren ziehen zahlreiche, feinere Faserbündel nach oben, um in der Pars reticularis einen feineren subpapillären Plexus zu bilden. Von diesem gehen markhaltige Fäserchen an die Meißnerschen Tastkörperchen in die Papillen, teils auch marklose Fäserchen, welche in den Papillen mit kolbenförmigen Endbüschen endigen oder in die Epidermis eintreten, um hier diffus in Form von Endverästelungen oder an Tastzellen zu endigen.

Die Plexus geben reichlich marklose Fasern an die Drüsen, Gefäße und Haarbälge ab.

Besonders die Knäueldrüsen werden von Geflechten, vorwiegend sympathischer Natur, umsponnen, welche teils für die Kapillaren bestimmt sind, teils epilemmal, teils endlich auch hypolemmal zwischen den Drüsenzellen endigen.

Besondere Endapparate erhalten die Haare, welche ja als Sinnesorgane wirken, jedoch nicht in der Papille, die beweglich ist, sondern in der Gegend unter der Talgdrüse, wo der Arrektor sich ansetzt und bis wohin die Papille des in Ausstoßung befindlichen Haares emporrückt.

Es treten Nervenstämmchen an den Haarbalg von oben her und bilden in einer ringförmigen Zone, welche die ganze Haarwurzel umgibt, einen Plexus mit vielfach längs verlaufenden Schlingen und Fäden auf der Glashaut.

Bei den Spürhaaren dringen Ästchen auch in die äußere Wurzelscheide, um zwischen den Zellen frei oder in Endmenisken zu endigen. Die Papille enthält nur Fäserchen für die Gefäßschlinge.

Im Subkutangewebe geben die Plexus markhaltige Fasern an die Lamellenkörperchen und Golgi-Mazzonischen Körperchen ab, während im Corium freie Endbüsche, Endkolben und Ruffinische Spindeln vorkommen.

Verdauungstrakt.

Die Lippen und die Mundhöhle mit den Zähnen, der Zunge, den Drüsen und dem adenoiden Gewebe.

Am Lippenrot (Fig. 432) geht die äußere Haut in die Schleimhaut der Mundhöhle über. Es verlieren sich die Haare, Talg- und Schweißdrüsen; nur vereinzelt finden sich im Bereich des Lippenrotes Talgdrüsen, die dann ohne Haare sind.

Fig. 432. Medianer Sagittalschnitt durch die Unterlippe eines $3^1/_2$jähr. Kindes. Müllers Flüssigkeit. *Sch* Schweißdrüsen; *e* Epidermis; *ep* Epithel der Lippenschleimhaut; *f* Fettgewebe; *h* Haarbälge; *m* quergetroffene Muskelbündel des Sphincter oris; *mb* Muskelbündel des Rectus labii; *sd* Schleimdrüsen; *üb* Beginn des Lippenrotes. V. 8. (v. E.)

Die Epidermis geht über in ein vielschichtiges Pflasterepithel mit kernhaltigen Zellen, und zwar setzt sich die Keimschicht unmittelbar in die tiefe Schichte fort; das Stratum granulosum und lucidum verliert sich, und an die Stelle des niederen Stratum corneum tritt eine vielfach geschichtete Lage blasenförmiger, kernhaltiger Zellen, die durch deutliche Interzellularbrücken verbunden werden.

Diese plötzliche Dickenzunahme des Epithels am äußeren Lippenrande bildet den sog. Lippenwulst (Lippentorus), der besonders bei Neugeborenen[1]) auffällig entwickelt ist und im Bereich des niedriger werdenden Mundhöhlenepithels einer oberflächlichen Lage platter, kernhaltiger Zellen Platz macht.

Das Corium geht in die Propria der Mundhöhlenschleimhaut über, die ähnlich, wie jenes, aus verflochtenen Bindegewebsbündeln, mit elastischen Fasern

1) Er ist hier wahrscheinlich für die Mechanik des Saugens von Bedeutung. Für seine Entstehung dürfte die Wirkung des ringförmigen Schließmuskels von Bedeutung sein. Dafür spricht das Vorhandensein eines ähnlichen Torus aus blasigen Epithelzellen, der bei Embryonen sich rings um die Analöffnung findet (W. J. Otis, 1905).

dazwischen, besteht. Die Papillen nehmen beträchtlich an Höhe zu; ebenso geht das Subkutangewebe in die tiefe Lage der Schleimhaut über, doch nur dort, wo diese verschiebbar ist, wie am Boden der Mundhöhle und an den Wangen. Am Zahnfleisch und am harten Gaumen fehlt die submuköse Schichte, und die Schleimhaut ist innig und unverschieblich mit dem Periost verbunden.

In die tiefere Schichte der Schleimhaut eingelagert, finden sich kleine, gemischte Schleimdrüsen, die Glandulae labiales und buccales. Nach außen von ersteren erscheint in der senkrecht durchschnittenen Unterlippe der Querschnitt eines quergestreiften Muskels, des M. orbicularis oris, der hakenförmig gegen die Haut umbiegt.

Außerdem strahlen längsgetroffene Bündel des M. compressor oder Rectus labii schräg nach unten und außen in die Haut ein.

Die Zähne.

Die Zähne stellen eigentümlich umgewandelte Papillen der Mundhöhlenschleimhaut dar, welche von Hartgeweben besonderer Art, die teils bindegewebigen, teils epithelialen Ursprungs sind, bis auf eine Stelle an der Wurzelspitze, allseitig umschlossen werden.

Am fertigen Zahn unterscheiden wir in der Mitte die Papille (Pulpa dentis), welche am mazerierten Zahn einer Höhle, der Pulpahöhle (Fig. 433), Platz macht.

Sie wird umgeben vom Zahnbein (Substantia eburnea, Dentin), einer dem Knochengewebe verwandten, aber von diesem im feineren Bau verschiedenen Hartsubstanz. Nur an der Wurzelspitze, an welcher die weiche Zahnpapille mit dem den Zahn umgebenden Weichgewebe durch das Foramen apicale in Verbindung steht, wird das Zahnbein auf eine kurze Strecke von einer knochenähnlichen Substanz, dem Zement oder der Crusta petrosa ersetzt, welches auch an der Außenfläche der Wurzel und des Zahnhalses das Zahnbein überzieht.

Im Bereich der Zahnkrone wird das Zahnbein vom Schmelz (Substantia adamantina s. vitrea, Email) bedeckt, welcher eine vom Epithel auf das Zahnbein abgelagerte Kutikularbildung und das härteste Gewebe des tierischen Körpers darstellt.

Der Schmelz reicht bis an den Hals des Zahnes, wo er mit zugeschärftem Rande aufhört, über den sich noch eine kurze Strecke der dünne Zementüberzug hinüberschiebt.

Der Zahn ist in einer Lücke des Kiefers, der Alveole, durch straffes, fibröses Gewebe, besonders im Bereich des Halses, gut, aber elastisch befestigt.

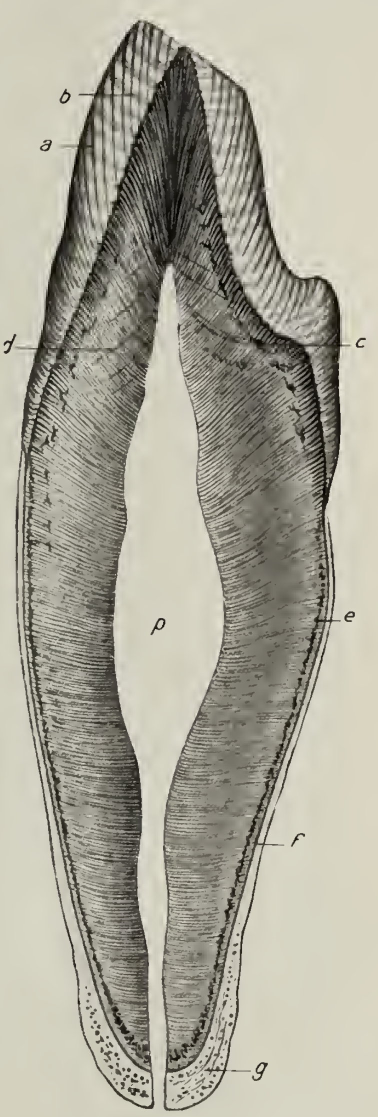


Fig. 433. Längsschliff eines menschlichen Eckzahnes. Spitze abgekaut. *a* bräunliche Parallelstreifen von Retzius (schräg); *b* Schregersche Faserstreifen des Schmelzes; *c* größere Interglobularräume; *d* Konturlinien; *e* Tomessche Körnerschicht des Zahnbeins; *f* zellenloses, *g* zellenhaltiges Zement der Wurzel; *p* Pulpahöhle. V. etwa 7mal. (Nach v. Ebner.)

Das Zahnbein steht dem Knochengewebe sehr nahe, indem es ähnliche physikalische Eigenschaften und fast dieselbe chemische Zusammensetzung besitzt.

Im feineren Bau unterscheidet es sich aber wesentlich von ihm. Es besitzt keine zelligen Elemente, wird dagegen von zahlreichen, in der Hauptsache radiär verlaufenden Kanälchen, den Zahnbeinröhrchen oder Dentinkanälchen, durchzogen. Sie enthalten Protoplasmafortsätze von Zellen, welche an der Innenfläche des Zahnbeins eine Oberflächenschichte der Pulpa bilden.

An Schliffen durch mazerierte Zähne sind die Kanälchen mit Luft gefüllt und erscheinen schwarz im durchfallenden, weiß im auffallenden Lichte. Sie beginnen mit offenen Mündungen an der Innenfläche und zeigen in ihrem Verlaufe nach außen zwei Hauptkrümmungen, deren erste ihre Konvexität wurzelwärts kehrt, während die zweite kronenwärts gewendet ist.

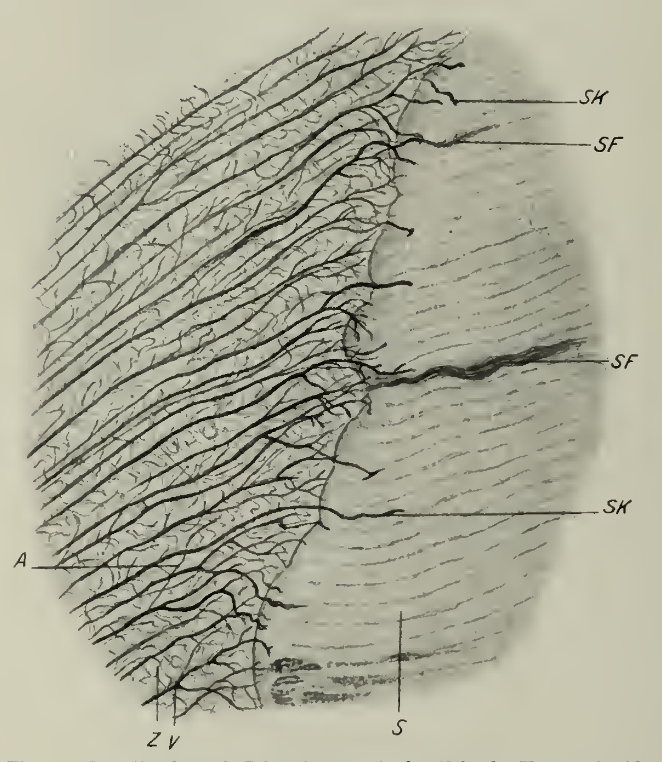


Fig. 434. Buchtige Schmelz-Zahnbeingrenze in der Nähe der Kronenschneide. Aus dem mit Fuchsin gefüllten Längsschliff eines menschlichen Schneidezahnes. *A* Seitenfiederchen der Dentinkanälchen, die weit getrennte Kanälchen verbinden; *S* Schmelz mit längsgetroffenen, deutlich quergestreiften Prismen; *SF* Schmelzfaserbüschel; *SK* in den Schmelz eindringende Enden von Zahnbeinkanälchen; *V* baumartige Endverzweigung eines Kanälchens an der Schmelzgrenze; *Z* Zahnbein. V. 380.

Gegen die Spitze des Zahnes richten sich die Zahnkanälchen immer mehr schräg nach oben, bis sie in der Spitze parallel zur Längsachse des Zahnes verlaufen. Außerdem zeigen sie viele kleine, sekundäre Biegungen, welche senkrecht zu den Hauptkrümmungen, im Wurzel- und Halsteile in den Querschnittsebenen des Zahnes verlaufen.

Von den Scheiteln dieser welligen Biegungen gehen feine, fiederartige Seitenästchen ab, die sich verzweigen und mit benachbarten anastomosieren, wodurch eine reiche Kanalisierung des Zahnbeines bedingt wird (Fig. 434).

An Querschliffen durch die Zahnbeinröhrchen (Fig. 435) sieht man von jedem Hauptkanälchen nach allen Seiten feinste Verbindungskanälchen abgehen, von denen manche, oft mehrere Kanälchen überspringend, durch besondere Länge ausgezeichnet sind.

An der Oberfläche verlieren sie sich im Bereich des Wurzel- und Halsteiles nach wiederholter dichotomischer und endlich büschelförmiger Teilung mit blinden oder arkadenförmig miteinander sich verbindenden Enden in einer körnigen oder homogenen Schichte (Fig. 436). Im Kronenteil ist die Grenze gegen den Schmelz mit vielfachen, grubigen Einsenkungen versehen, in welche halbkugelige oder buckelförmige Vorragungen des Schmelzes eingreifen (Fig. 434). Diese Buchten im Zahnbein sind am bleibenden Zahne viel deutlicher ausgebildet als am Milchzahn, erinnern an die Howshipschen

Lakunen und können, wie diese, nur durch Resorptionsvorgänge erklärt werden. Hier enden die Zahnkanälchen nämlich abgeschnitten, und nicht selten setzen sich einzelne auf kürzere oder längere Strecken in den Schmelz hinein fort.

Das Zahnbein ist nicht überall gleichmäßig verkalkt. An trockenen Schliffen findet man außer den Zahnbeinröhrchen noch andere lufthaltige Stellen in Form kleinster und größerer Räume oder Lücken, die von einspringenden, einander zugewendeten Halbkugelflächen begrenzt werden.



Fig. 435. Zahnbeinkanälchen (eines mazerierten, trockenen Zahnes), mit Fuchsin gefüllt, im Querschliff. *K* Kanälchen mit abgehenden Seitenfiedern; *F* lange Anastomosen. V. 380.

Man bezeichnet sie als Interglobularräume. Sie sind besonders im Kronenteile stärker entwickelt (Fig. 433), können allerdings an sehr vollständig verkalkten Zähnen auch ganz fehlen. Sie zeigen eine Anordnung, welche den Grenzen der jeweiligen fortschreitenden Kalkablagerung entspricht; dort, wo sie in deutlich schichtweiser Anordnung vorhanden sind, was beim Menschen nicht immer, sehr schön ausgesprochen im Elfenbein der Fall ist, bilden sie die sog. Konturlinien (Owen) (Fig. 436).

Im Bereich des Wurzelteiles finden sich fast regelmäßig, aber auch nicht immer, solche unverkalkte Partien in Form ganz kleiner, unregelmäßig gestalteter Lücken an der Oberfläche des Zahnbeines, dicht unter dem Zementüberzug in einer schmalen Zone, welche an Schliffen schwarz, bei schwacher Vergrößerung wie körnig erscheint. Man hat sie als Tomessche Körnerschicht bezeichnet, obwohl es sich nicht um Körner, sondern um kleinste Interglobularräume handelt.

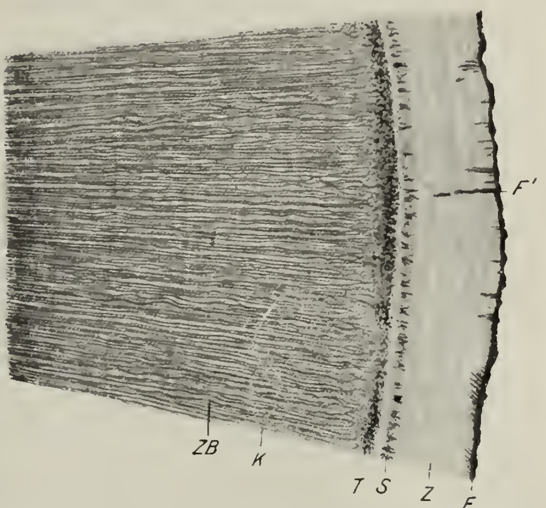


Fig. 436. Aus einem Querschliff durch die Wurzel eines mazerierten Schneidezahnes vom Menschen. Fuchsinfüllung. *ZB* Zahnbeinröhrchen; *K* Konturlinien; *T* Tomessche Körnerschicht; *S* lufthaltige Sharpeysche Fasern; *Z* Zement; *F* Farbniederschlag an der Oberfläche, teilweise (*F'*) in Röhrchen von Sharpeyschen Fasern eindringend. V. 80.

Die Grundsubstanz des Zahnbeines besteht, wie die des Knochens, aus unverkalkten leimgebenden Fibrillen, die durch eine verkalkte Interfibrillär- oder Kittsubstanz verbunden sind.

Die Fibrillen verlaufen parallel der jeweiligen Oberfläche des Zahnbeines während seiner Bildung und senkrecht zur Richtung der Kanälchen, so daß mit den Biegungen der letzteren auch die Richtung der

Fibrillen wechselt. Der Hauptsache nach verlaufen sie also in der Längsrichtung des Zahnes, im Kronenteil aber fast parallel zur Kaufläche.

Fertigt man Schabeschnitte von Zahnbein an, das mit Vermeidung von Quellung der Fibrillen entkalkt worden ist, so findet man an Tangentialschnitten parallel zur Oberfläche die Zahnkanälchen quer getroffen als Ringelchen (Fig. 437, *A*) und dazwischen die Fibrillen als sich überkreuzende Fäserchen; an der Oberfläche nähern sich die Kreuzungswinkel fast einem rechten, in den tieferen Teilen sind sie sehr spitz, d. h. die Fibrillen verlaufen fast parallel.

An rein radialen Schnitten (*B*) erscheinen die Kanälchen mit ihren Hauptbiegungen längs getroffen, und senkrecht zu ihnen sieht man eine feine, oft unterbrochene Längsstreifung. Endlich an reinen Querschnitten durch den Wurzelteil (*C*), an

Fig. 437. Schnitte von in 15% NaCl und 5% HCl entkalktem Zahnbeine des Menschen. *A* tangentialer, *B* radialer Längsschnitt; *C* Querschnitt. *f* Fibrillen, die am Querschnitt *C* ihre Bündelanordnung erkennen lassen; *c* Zahnkanälchen; in *A* quergetroffen, teils mit den Tomesschen Fasern (*t*), teils (*c'*) ohne diese. Starke Vergrößerung. (Nach v. Ebner.)

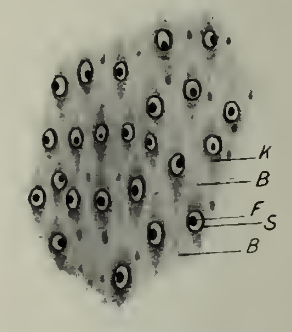


Fig. 438. Tangentialschnitt durch die Wurzel eines Backenzahnes vom Affen. Müllers Fl. Delaf. H. E. *F* Zahnbeinfasern (geschrumpft); *S* Grenzscheide des Kanälchens; *K* Kittsubstanz; *B* Fibrillenbündel. V. 740.

denen die Zahnkanälchen ebenfalls, aber mit ihren sekundären Wellenbiegungen längs getroffen erscheinen, treten die Fibrillen als Punkte hervor, welche zu kleinen Gruppen vereinigt sind. Es entspricht dies einer Bündelanordnung, die besonders zwischen den seitlichen Ausläufern der Kanälchen deutlich hervortritt.

Dicht unter dem Zement ist die Faserung nicht mehr regelmäßig, hier verflechten sich die Fibrillen zu einem Filz.

Die verkalkte Kittsubstanz enthält hauptsächlich dreibasisch-phosphorsauren Kalk, dem andere Salze beigemischt sind. Durch Auskochen oder Ausglühen dünnster Schliffe kann man die Fibrillen lösen oder zerstören und lufthaltige, feinste Röhrchen an ihre Stelle treten sehen. Die Fibrillen bedingen auch die positiv einachsige Doppelbrechung des Zahnbeines entsprechend der Längsrichtung. Querschnitte durch das Zahnbein erscheinen daher im wesentlichen optisch inaktiv.

Im senilen Zahnbein können auch die Zahnkanälchen von einer festen, kalkhaltigen Substanz ausgefüllt werden, so daß ihre Lichtungen verschwinden und das Zahnbein durchscheinend wird. (Transparentes Dentin.)

Ähnlich wie die Knochenkanälchen werden auch die Zahnkanälchen von einer besonderen Scheide umgeben, welche die Wandung der Kanälchen bildet (Fig. 438).

Diese Grenz- oder Neumannschen Scheiden sind ebenfalls sehr widerstandsfähig gegen starke Säuren und Alkalien, selbst beim Kochen, bestehen demnach nicht aus leimgebender Substanz.

Kölliker hat sie zuerst isoliert und für die Zahnbeinfasern gehalten, später aber ihre Röhrchennatur erkannt. An der Innenfläche des Zahnbeines gehen sie in ein Häutchen über (Kölliker), das ebenfalls durch Kochen in starken Alkalien isoliert werden kann und als durchlöcherte Membran die Innenfläche des Zahnbeines bedeckt. Membran und Röhrchenwandung sind höchstwahrscheinlich ein Entwicklungsstadium des Zahnbeines (sog. Prädentin), welches durch eine chemische Umwandlung zu einer säure- und alkalifesten Substanz wurde, ehe es zur Umwandlung in leimgebende Substanz gekommen ist.

In diese Röhrchen gehen die Protoplasmafortsätze von zylindrischen Zellen, welche die Oberfläche der Pulpa bedecken, der sog. Odontoblasten hinein als Zahnbeinfasern (Tomessche Fasern), wie Neumann zuerst erkannt hat. Sie wurden wiederholt mit den isolierbaren Scheiden verwechselt, können aber gleichzeitig mit diesen dargestellt werden.

An dünnen Querschnitten, frisch in Müllers Flüssigkeit erhärteter, schonend entkalkter und mit Delafields Hämatoxylingemisch gefärbter Zähne erscheint die Neumannsche Scheide als dunkelblau gefärbter Ring (Fig. 438), innerhalb dessen man die meist geschrumpfte, exzentrisch gelegene Zahnbeinfaser ebenfalls dunkel gefärbt erkennt.



Fig. 439. Teil eines Querschliffes durch den unteren Abschnitt der Wurzel eines mazerierten Mahlzahnes vom Menschen. Luftfüllung der Hohlräume. Zellenhaltiges Wurzelzement. *KL* stärker lichtbrechende Grenzlinien zwischen den anscheinend lamellären Schichten; *SF* unverkalkte Sharpeysche Fasern; *TK* Tomessche Körnerschicht; *Zb* Zahnbein; *ZK* Zementkörperchen. V. 80.

Man kann sie auch isolieren; teilweise schon durch Zerzupfen dünner, entkalkter Schnitte, aber auch durch die Methode von Zachariades (Kochen der entkalkten, mit Safranin vorgefärbten Schnitte in 40 %iger Kali- oder Natronlauge) im Beginne der Einwirkung.

Das Zement ist im wesentlichen eine Knochensubstanz und zeigt im Wurzelteile und bei mehrwurzeligen Zähnen auch zwischen den Wurzeln alle Charaktere des Knochengewebes; nur ist die Form der Lakunen eine sehr unregelmäßige (Fig. 439). Die Lamellen verlaufen parallel zur Oberfläche des Zahnes; ausnahmsweise kommen auch Haverssche Kanäle und Lamellensysteme, häufiger durchbohrende Kanäle vor. Reichlich vorhanden sind Sharpeysche Fasern (*SF*), so daß meist der geflechtartige Typus des Knochengewebes vorherrscht.

Im oberen Teile der Wurzel und am Zahnhals ist das Zement dünn und stets zellenlos (Fig. 436). Es besteht vorwiegend aus Sharpeyschen Fasern, die senkrecht zur Oberfläche des Zahnes einstrahlen, andererseits in Bündel der Wurzelhaut sich fortsetzen, welche wieder als Sharpeysche Fasern direkt in den Knochen des Alveolarrandes übergehen und so den Zahn in seiner Lage festhalten (Fig. 444).

Durch die periodische Ablagerung der Kalksalze im Zement kann dieses eine Art

lamellärer Schichtung zeigen, die aber ganz verschieden ist von den an der Wurzelspitze auftretenden echten Lamellen.

Manchmal bleiben einzelne der senkrecht die scheinbaren Lamellen durchsetzenden Fasern unverkalkt und erscheinen am trockenen Schliff dann als lufthaltige Röhrchen (Fig. 436).

Da das Zement zuletzt zur Entwicklung kommt, schiebt es sich stets ein wenig über den untersten Schmelzrand vor. Bei Tieren (Huf- und Nagetieren) kommt es auch zur Entwicklung von Zement an der Oberfläche des Schmelzes (sog. Kronenzement)[1]; beim Menschen ist dies nur in pathologischen Fällen beobachtet (C. Wedl).



Fig. 440. Aus einem Querschliff durch die Krone eines Eckzahnes vom Menschen. *D* Zahnbein; *G* buchtige Schmelz-Zahnbeingrenze; *O* Oberfläche des Zahnes in schiefer Aufsicht; *RL* Retziusscher Parallelstreifen; *SB* Schmelzfaserbüschel; *Ü* Überkreuzungen der Schmelzprismen. V. 80.

Der Schmelz ist eine Kutikularsubstanz, welche vom Epithel der Mundhöhle auf das Zahnbein abgelagert wird. Er besitzt die Härte des Apatits (5) und gibt mit dem Stahle Funken. Im ausgebildeten Zustande besteht er fast nur aus anorganischer Substanz, vorwiegend aus neutralem phosphorsaurem Kalk, dem unter anderem auch Fluorkalzium beigemischt ist. Die organische Substanz beträgt kaum 2—3 %.

An Schliffen zeigt er sich aus Prismen oder Fasern zusammengesetzt (Fig. 434 u. 440), welche dicht aneinander gedrängt und im völlig ausgebildeten Schmelz durch und durch verkalkt sind. Sie werden durch eine sehr spärliche, am fertigen Schmelz ebenfalls verkalkte Kittsubstanz so fest verbunden, daß man die Prismen nicht isolieren, nur Teile von ihnen absplittern kann, die muscheligen Bruch zeigen.

Wahrscheinlich geht jedes Prisma ununterbrochen von der freien Oberfläche bis zur Zahnbeinoberfläche, was man zwar nicht direkt verfolgen kann, aber aus der Entwicklung schließen muß. Da die äußere Oberfläche größer ist als die Zahnbeinoberfläche, müßten die Prismen außen dicker sein als innen. Dies ist in der Tat der Fall; auch sind sie an der Zahnbeingrenze von mehr abgerundeter Form und durch reichliche Kittsubstanz getrennt, während sie an der Oberfläche dicht aneinander gepreßt sind und die Form sechsseitiger Prismen zeigen können.

Meist ist ihre Form jedoch die von kannelierten Halbzylindern (Smreker), so daß sie dort, wo sie am Schliff quer getroffen sind, eine konvexe, dem Zahnbein zugewendete und eine oder zwei konkave, der freien Oberfläche zugewendete Flächen besitzen.

1) Ch. Tomes nimmt einen häutchenartigen Überzug von Kronenzement auch beim Menschen an. Als Beweis dafür führt er das Vorkommen von Knochenzellen zwischen den Schmelzhöckern von Mahlzähnen an; diese vermeintlichen Knochenzellen sind aber nichts anderes, als eingebissene Steinzellen von Birnen.

Wo die Prismen auf größere Strecken am Querschliff vorliegen, entsteht so eine schuppen- oder arkadenartige Zeichnung (Fig. 441). Die Erklärung für das Zustandekommen dieser eigentümlichen Formen muß in einer Pressung der schon etwas älteren Prismenteile durch jüngere, die einen höheren Turgordruck besitzen, gesucht werden. Im ganz intakten Zahn sind die Prismen strukturlos und sehr stark lichtbrechend, und zwar ist diese Lichtbrechung eine doppelte und negative. Sie kommt für den stärker brechbaren, ordentlichen Strahl ungefähr jener des Schwefelkohlenstoffes gleich (1,627).

Ein gut verkalkter Schmelz zeigt an sorgfältig polierten Schliffen, die nicht mit Säure in Berührung gekommen sind, überhaupt fast nichts von Prismengrenzen; er erscheint nahezu homogen. Wenn man ihn aber vorsichtig anätzt, so treten die Grenzen infolge der etwas schwereren Löslichkeit der Kittsubstanz deutlich hervor.

In der Längsansicht zeigen sie dann oft eine deutliche Querstreifung (Fig. 434), indem sie varikös werden, d. h. abwechselnd von der Säure schwächer und stärker angegriffene Stellen auftreten, was wohl auf die schichtweise Verkalkung der Prismen während der Entwicklung zurückzuführen ist. Schon längerer Aufenthalt eingeschlossener Schliffe in Kanadabalsam, der ja meist etwas sauer reagiert, genügt, um diese Querstreifung hervorzurufen.

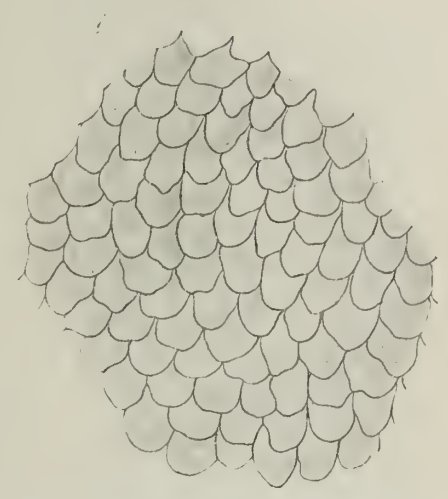


Fig. 441. Schmelzprismen eines bleibenden Backenzahnes (etwa 8jähr. Kind) am Querschnitt. Die Arkaden der Schmelz-Zahnbeingrenze zugewendet. V. 890. (Nach E. Smreker.)

Die Schmelzprismen haben einen sehr komplizierten Verlauf. Sie sind weder alle gleich gerichtet, noch ziehen sie in einfach radiärer Richtung vom Zahnbein zur Oberfläche. Vielmehr sind sie in Gürteln von 10 bis 20 Fasern angeordnet, welche in Ebenen des Querschnittes verlaufen und in den aufeinander folgenden Lagen sich überkreuzen. Jedes Prisma zeigt zunächst, vom Zahnbein beginnend, einen radiären Verlauf, biegt dann seitlich ab, um gegen die Oberfläche wieder eine mehr radiäre Richtung einzuschlagen. Die seitlichen Abbiegungen der einzelnen Prismen in einem Gürtel sind dabei nicht gleich, sondern nehmen gegen die Mitte des Gürtels immer mehr zu, während sie am Rande auch im mittleren Teile nahezu radiär gerichtet sind. Die längs getroffenen Prismen zeigen daher am Querschliff die Grenze eines Gürtels an. Dabei verlaufen die Prismen nicht in einer Ebene, sondern in Schraubenlinien.

Hält man einen radiären Schmelzschliff schief gegen das einfallende Licht, so zeigt er abwechselnd hellere und dunklere radiäre Streifen; dreht man den Schliff um 180°, so werden die früher hellen Streifen dunkel und umgekehrt. Die Streifen, welche man als Hunter-Schregersche Schmelzfaserstreifen[1]) bezeichnet (Fig. 433), beruhen auf der Reflexion des Lichtes durch die vom Beschauer abwärts ziehenden, dem Lichte zugewendeten Prismenbündel, während die auf den Beschauer zulaufenden das Licht nicht reflektieren und daher dunkel erscheinen.

An bestimmte Stellen ist aber auch bei hartem Schmelze noch Kittsubstanz nachzuweisen.

An Querschliffen durch die Krone trockener Zähne zeigt der Schmelz mit der Oberfläche konzentrische Linien, welche gegen die Tiefe immer undeutlicher werden

1) John Hunter gest. 1793, Schreger gest. 1833.

uud sich endlich verlieren (Fig. 440). An radiären Längsschliffen laufen sie von der Oberfläche in ziemlich regelmäßigen Abständen nach innen und wurzelwärts gewendet in die Tiefe, um sich hier allmählich zu verlieren.

Diese Linien erscheinen im durchfallenden Lichte bräunlich, im auffallenden weißlich und werden nach ihrem Entdecker als bräunliche Parallelstreifen von Retzius oder Retziussche Linien bezeichnet (Fig. 442). Ihre Richtung entspricht der schichtweisen Ablagerung des Schmelzes. Bei dieser kommen periodisch die Prismen nicht vollständig zur Verkalkung, es bleibt namentlich die Kittsubstanz reichlicher und unverkalkt. Indem dann beim Trocknen an deren Stelle Luft tritt, entstehen diese bräunlichen Parallelstreifen.

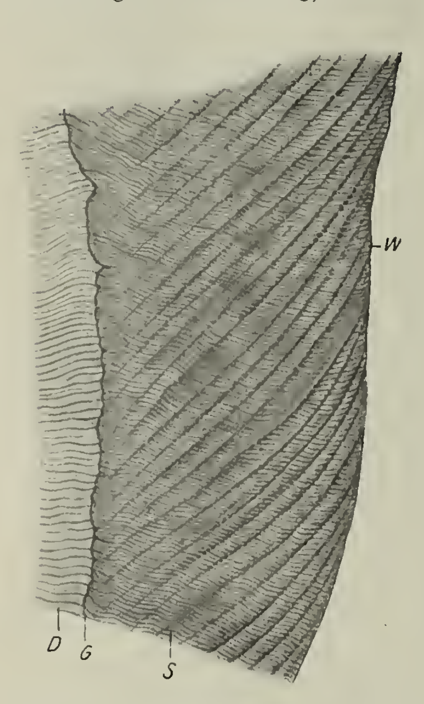


Fig. 442. Von einem Längsschliff durch den Schmelz eines Backenzahnes mit deutlichen Retziusschen Linien. *D* Zahnbein; *G* buchtige Schmelz-Zahnbeingrenze; *S* Schmelz; *W* ein Schmelzwülstchen am Durchschnitt. V. 80.

Sie stehen in Zusammenhang mit einer oberflächlichen Skulptur (Czermak), welche schon Leeuwenhoek bekannt war und sich nur am bleibenden Zahne findet; sie fehlen daher den Milchzähnen. Die Oberfläche des Schmelzes ist an bleibenden Zähnen nämlich mit feinen Wülstchen bedeckt, welche im allgemeinen horizontal um die Kroue laufeu; gegen die Kronenhöcker rücken sie immer weiter auseinander und verlieren sich an den Höckern ganz.

Zwischen diesen Schmelzwülstchen befinden sich seichte Furchen, und von diesen aus greifen die Retziusschen Linien in die Tiefe. Im Bereich dieser Linien sind die Prismen besonders brüchig, so daß sie an Schliffen oft in Stufen abgebrochen erscheinen.

Lufthaltige Stellen, die auch bei Milchzähnen vorkommen, findet man auch in der Tiefe, in Form breiterer, unregelmäßiger Streifen, der sog. Kouturbänder.

Endlich strahlen von der Oberfläche des Zahnbeines, oft in ziemlich regelmäßigen, etwa 3 bis 4 Resorptionslakunen zwischen sich fassenden Abständen blätterartige, gegen die Oberfläche büschelförmig sich verbreiternde und entsprechend dem spiraligen Verlaufe der Schmelzprismen gedrehte, flächenhafte Lagen von reichlicher, unverkalkter Kittsubstanz radiär in den Schmelz (Fig. 440); sie können da und dort bis an die Oberfläche reichen und erscheinen am trockenen Schliff ebenfalls bräunlich bis schwarz.

Löst man die Schliffe in Säuren, so bleiben Reste dieser Schmelzfaserbüschel erhalten. Sie stellen wohl Zufuhrwege gelöster Substanzen, hauptsächlich von Kalk aus dem Zahnbein in den Schmelz hinein vor.

An der Zahnbeingrenze dringen, wie erwähnt, an vielen Stellen Zahnbeinkanälchen auf kürzere oder längere Strecken in die hier stets reichlichere Kittsubstanz des Schmelzes ein[1] (Fig. 434). Außerdem gibt es aber noch da und dort kleine, spaltförmige Räume im Schmelz, die ganz unregelmäßig verteilt sind und nichts mit Zahnkanälchen zu tun haben.

---

[1] Bei manchen Tieren erscheint der ganze Schmelz von Kanälchen durchsetzt; so setzen sich bei Beutlern die Zahnbeinröhrchen einfach in den Schmelz hinein fort. Bei den Nagern findet man in der Regel keinen Zusammenhang zwischen den Schmelz- und Zahnbeinkanälchen.

Die Oberfläche des unversehrten Schmelzes ist von einem dünnen, homogenen, verkalkten Häutchen, dem Schmelzoberhäutchen (Cuticula dentis) überzogen. Es ist sehr widerstandsfähig gegen Säuren und Alkalien, entwickelt beim Verbrennen einen hornartigen Geruch und hängt innig mit der Kittsubstanz zwischen den Prismen zusammen. Es stellt analog dem Köllikerschen Häutchen an der Innenfläche des Zahnbeines die letzte, von den Schmelzzellen abgeschiedene, nicht weiter differenzierte Schmelzlage dar.

Die Weichteile des Zahnes.

Die Zahnpulpa erfüllt die ganze Pulpahöhle und stellt eine eigentümliche Bindesubstanz dar, welche in gewissem Sinne dem Knorpel- oder auch embryonalem Gallertgewebe verglichen werden kann, indem sie eine kontinuierliche Masse ist, ohne jegliche Spalträume, wie sie dem Bindegewebe sonst zukommen.

Sie besteht aus zahlreichen, ästigen, anastomosierenden Zellen, die teils lange Ausläufer, teils eine mehr spindelige oder plumpe Form besitzen können. Dazwischen befindet sich eine Grundsubstanz, die massenhaft nach allen Richtungen sich durchflechtende, nicht zu Bündeln vereinigte Fibrillen einschließt. Sie sind kollagener Natur; es gelingt, aus der mazerierten und entfetteten Pulpa Leim darzustellen.

Gegen die Oberfläche nehmen die Zellen an Zahl zu; an der Grenze gegen das Zahnbein wird die Pulpa von einer zusammenhängenden Schichte pallisadenartig angeordneter Zellen, den Odontoblasten, bedeckt (Fig. 449). Diese sind länglich, mit meist basal gelegenen Kernen in dem zartnetzig-faserigen oder körnigen Zelleib. Das innere Ende ist entweder abgerundet oder mit kurzen, verästelten Fortsätzen versehen; vom äußeren Ende entspringt als langer, verästelter Protoplasmafortsatz die Zahnbeinfaser (Fig. 455), welche in ein Dentinkanälchen zieht.



Fig. 443. Schnitt durch die Pulpa eines Schneidezahnes von einem 20jähr. Manne. Alkohol. *Fs* Angeschnittene Fibrillenscheide eines Nervenstämmchens mit spindelförmigen Zellen; *a* ästige, *r* runde Zellen der Pulpa; *f* ihre verfilzten Fäserchen. V. 530. (v. E.)

Die zylindrische Zellform findet sich am besten bei jugendlichen, noch in der Entwicklung stehenden Zähnen ausgebildet, doch bleibt an der Pulpaoberfläche zeitlebens eine besondere Lage von Zellen unterscheidbar. Bei älteren Zähnen schiebt sich zwischen sie und die unterliegende zellreiche Zone eine mehr zellarme und faserreiche ein, die sog. Weilsche Schicht.

Die Pulpa ist reich an Gefäßen und Nerven.

Die Arterien treten zu zweien oder mehreren durch den Wurzelkanal ein, verlaufen in der Längsrichtung, wobei sie von längsverlaufenden Fibrillen als Adventitia

begleitet werden (Fig. 443) und lösen sich in ein hauptsächlich oberflächlich gelegenes Kapillarnetz auf.

Die Kapillaren dringen bis zwischen die Odontoblasten ein und sammeln sich zu Venen, die in der Tiefe verlaufen. Auch spärliche Lymphkapillaren sind nachgewiesen.

Die Nerven treten zahlreich als markhaltige Bündelchen ein, verlaufen mit den Arterien, wobei auch sie eine Fibrillenscheide erhalten, und bilden unter wiederholten Teilungen einen groben Plexus. Aus diesem entwickelt sich an der Oberfläche der Pulpa ein feinerer markloser Plexus, von dem feinste Fäserchen zwischen die Odontoblasten zu verfolgen sind, an die sie sich mit Endplättchen anlegen.

In die Zahnbeinkanälchen sind Nerven, außer in den Anfangsteil, nicht mit Sicherheit zu verfolgen, obwohl dies wiederholt angegeben wurde.

Die bekannte Empfindlichkeit des Zahnbeines ist auch ohne solche Nerven durch die Reizleitung des Protoplasmas erklärlich. Dafür spricht auch, daß diese Empfindlichkeit an der Oberfläche des Zahnbeines, besonders in der Gegend des Zahnhalses größer ist als in der Tiefe; es ist nämlich oberflächlich relativ die größte reizaufnehmende Protoplasmamasse auf einer gegebenen Fläche ausgebreitet, und zwar infolge der reichlichen dichotomischen Teilungen der Zahnbeinfasern.



Fig. 444. Aus einem Längsschnitt durch den Zahnhals eines unteren Prämolaren vom 3jährigen Kind. Müllers Flüssigkeit; Mallorys Bindegewebsfärbung. *AB* absteigende Fasern des Alveolarperiostes; *AF* aufsteigende Fasern; *AR* knöcherner Alveolarrand; *D* Dentin; *E* Pflasterepithel des Zahnfleisches; *ES* Reste der Epithelscheide; *G* Ende des Schmelzes; *HF* horizontale Fasern (Ligamentum circulare dentis); *M* Markraum; *S* Schmelz (ergänzt); *Z* Zement; *ZF* Zahnfleisch mit hohen Papillen. V. 26.

Das Zahnfleisch ist die dicht mit dem Periost verwachsene, derbfaserige und an elastischen Elementen arme Schleimhaut der Alveolarränder (Fig. 444). Es besitzt an seinen freien Rändern besonders hohe, vom geschichteten Epithel der Mundhöhle überzogene Papillen. Dieses Epithel zieht sich noch eine Strecke weit am Zahnhals herunter, an dem es wie abgeschnitten aufhört; doch fehlen hier Papillen. Dicht unter den Papillen finden sich manchmal dichtere Anhäufungen von Lymphozyten.

Die Wurzelhaut oder das Zahnperiost stellt im wesentlichen die Verbindung des Zahnes mit der knöchernen Alveolarwand her. Es besteht aus derben Faserbündelchen, welche als Sharpeysche teils in den Knochen der Alveolenwand, teils in den Zementüberzug des Zahnes einstrahlen. In der Gegend des Zahnhalses verlaufen die Fasern fast horizontal und bilden so das Ligamentum circulare dentis von Kölliker. Außerdem strahlen sie aus dem Alveolarrand in nach oben ansteigenden Zügen in das Zahnfleisch ein, während sie gegen die Wurzelspitze in schräg nach unten steigenden Zügen verlaufen, um in das Zement zu gelangen.

Diese Einrichtung ermöglicht eine geringe Beweglichkeit, eine federnde Verschiebung des Zahnes beim Kauen nach unten und oben.

Zwischen den Fasern des Wurzelperiostes findet sich lockeres Bindegewebe, das um die Wurzelspitze allein vorhanden ist und reichliche Blutgefäße, Nervengeflechte und längs der Wurzel Nester von Epithelzellen, welche Überreste der bei der Entwicklung eine wichtige Rolle spielenden, gleich zu besprechenden Epithelscheide sind.

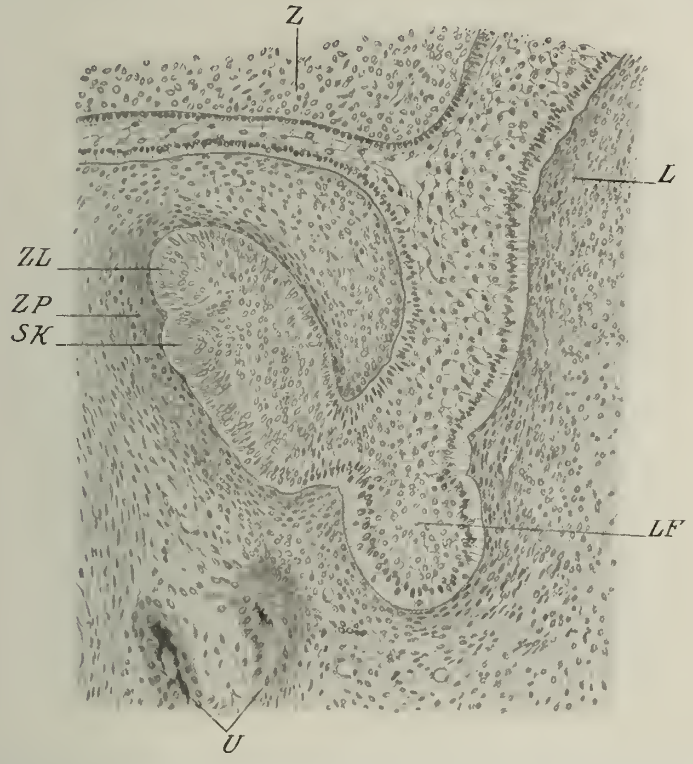


Fig. 445. Anlage des unteren lateralen Schneidezahnes eines menschlichen Embryos von 30,5 mm Sch.-St.-Länge am sagittalen Durchschnitte. Lebenswarm in Alkohol-Formalin fixiert. *L* Unterlippe; *LF* Lippenfurchenleiste; *SK* Schmelzknoten (Zahnanlage); *U* Alveolarrand des Unterkiefers; *Z* Zungenanlage; *ZL* inneres Ende der Zahnleiste; *ZP* Anlage der Zahnpapille. V. 110.

Entwicklung der Zähne und Zahngewebe.

Schon um die Mitte des zweiten Embryonalmonates tritt beim Menschen längs der Anlage der Kieferränder eine Wucherung des Mundhöhlenepithels in Form einer blattartigen Leiste auf, welche sich in das Mesoderm einsenkt. Diese Leiste spaltet sich im Bereiche der vorderen Zahnanlagen in zwei Blätter, ein distales, die Lippen- und Wangenfurchenleiste, welche zur Abgrenzung der Lippen und Wangen vom Kieferrande bestimmt ist (Fig. 445) und in ein mediales, die Zahnleiste, welche gegen den Kieferrand vordringt und so weit nach hinten reicht, als Zähne zur Anlage kommen. Beide Leisten bleiben gegen das Mundhöhlenepithel zu einer vereinigt. Weiter rückwärts, im Bereiche der Mahlzähne sind die beiden Epithelblätter selbständig und durch eine kurze Strecke von Mundhöhlenepithel voneinander getrennt (Fig. 446).

Nahe dem freien Rande der Zahnleiste gegen die labiale Seite entstehen nun in Abständen knospenartige Wucherungen des basalen Epithels für die Zahnanlagen

des Unterkiefers, des dorsalen für jene des Oberkiefers, welche im wesentlichen auf einer Umwandlung der Zellen in hochprismatische Formen bestehen. Diese neigen sich mit ihren Enden kegelförmig gegeneinander und bilden so eine an einen Haarkegel erinnernde Knospe, den Schmelzknoten (Fig. 445, *SK*); dieser grenzt sich mit zwei furchenartigen Einziehungen, den Schmelzrinnen (Ahrens, 1913), gegen den übrigen Teil der Zahnleiste ab. Die labiale Furche ist tiefer, und unter ihr soll

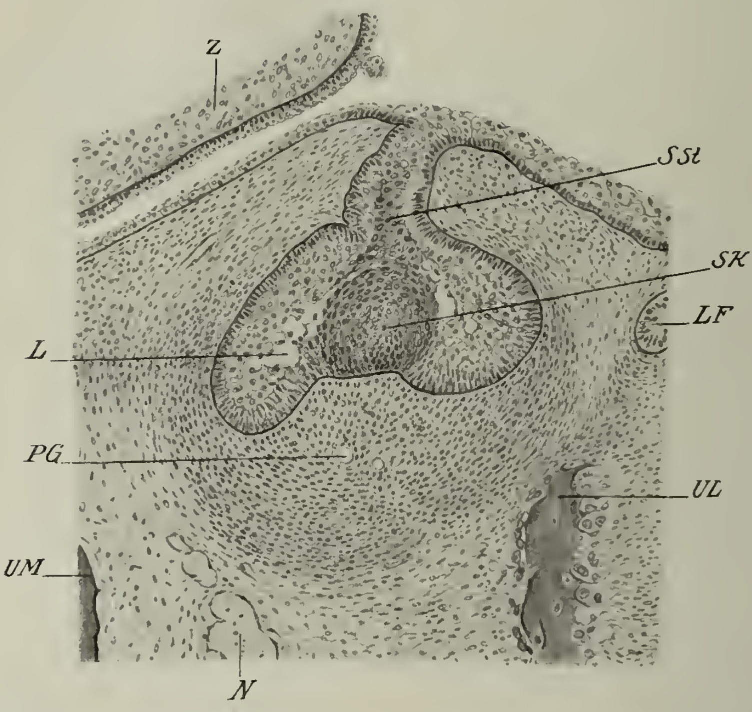


Fig. 446. Anlage des ersten unteren Mahlzahnes eines menschlichen Embryos von 33,5 mm Sch.-St.-Länge. Frontalschnitt. *L* Lücken im Epithel (Beginn der Schmelzpulpa-Bildung); *LF* linguales Ende der Lippenfurchenleiste; *N* Nervus alveolaris; *PG* Blutgefäße in der Papillenanlage; *SK* Schmelzknoten; *SSt* Schmelzstrang; *UL* Laterale; *UM* mediale Lamelle des knöchernen Alveolarrandes; *Z* Zunge. Fix. und Vergr. wie in Fig. 445.

sich später die mesodermale Papille entwickeln, welche schon frühzeitig als Zellverdichtung angedeutet ist. Die schwächere linguale Furche verschwindet wieder. Diese Schmelzknoten sind die Anlage von Organen, welche einerseits den Schmelz bilden, andererseits die Form des Zahnes bestimmen (Schmelzorgan). Um die zunächst solide Epithelknospe, welche aus peripheren, mehr zylindrischen und inneren polyedrischen Zellen besteht, die durch Interzellularbrücken verbunden sind, verdichtet sich das Mesoderm und wird zellreich, woraus die Anlage der Zahnpapille entsteht.

Die Epithelknospe verdickt sich durch reichliche Zellteilungen in ihrem basalen Teil und umwächst die Zahnpapille (Fig. 446) glockenartig. Dabei erleidet sie im Innern sehr eigentümliche Umwandlungen ihrer Zellen. Zu beiden Seiten des Schmelzknotens, der durch eine dichte, strangförmige Zellmasse, den Schmelzstrang (Fig. 446 und 447) mit dem Halse des Schmelzorgans in Verbindung bleibt, beginnen die Zellen, durch reichliche Flüssigkeitsausscheidung, auseinander zu weichen, wobei sie aber durch flügelartige, lang ausgezogene Interzellularbrücken verbunden bleiben. Dadurch gewinnt dieses Gewebe, daß man als Schmelzpulpa bezeichnet,

das Aussehen eines Gallert- oder retikulären Gewebes, wofür es auch lange gehalten wurde. (Vgl. auch Fig. 84).

Der Schmelzstrang scheint eine festigende, fixierende Wirkung auf die mittleren Teile des Schmelzorgans gegenüber den verwachsenden Rändern auszuüben und so wesentlich zur Vertiefung der Glockenform beizutragen.

Die unmittelbar der bindegewebigen Papille aufsitzenden Zellen nehmen eine hochprismatische Form an und werden zum sog. inneren Schmelzepithel. Die an-

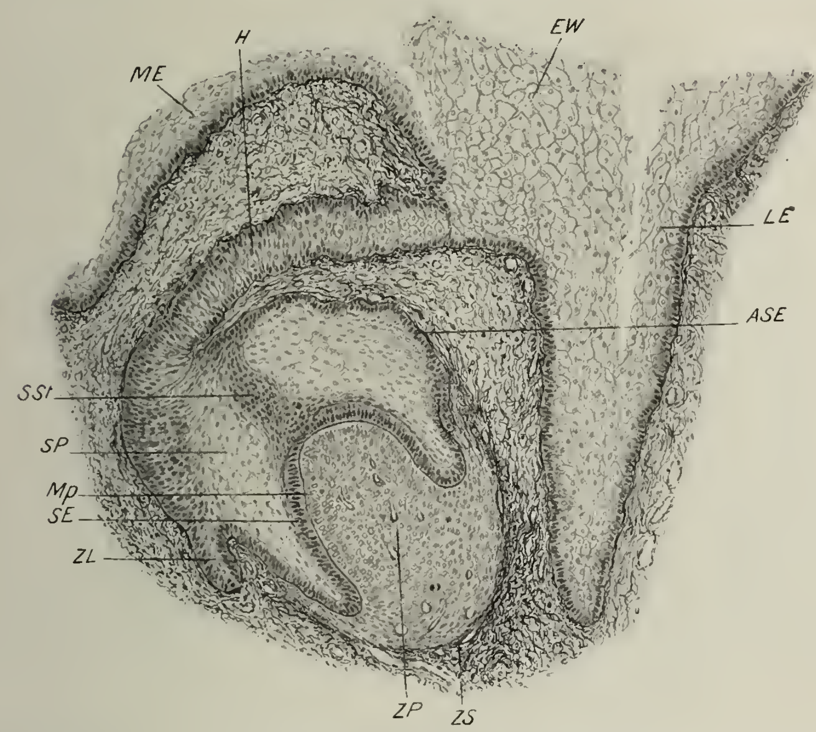


Fig. 447. Anlage des rechten unteren medialen Schneidezahnes eines menschlichen Embryos von 91 Tagen am sagittalen Durchschnitt. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. Kollagene Fäserchen blau (hier schwarz). *ASE* äußeres Epithel des Schmelzorgans; *EW* Epithelwulst über der Zahnleiste; *H* Hals des Schmelzorgans; *LE* Lippenepithel; *ME* Epithel am Boden der Mundhöhle; *Mp* Membrana praeformativa; *SE* inneres Schmelzepithel; *SP* Schmelzpulpa; *SSt* Schmelzstrang; *ZL* inneres Ende der Zahnleiste; *ZP* Zahnpapille; *ZS* Zahnsäckchen. V. 80.

grenzende Zellage bleibt dicht gedrängt als intermediäre Schichte, welche das Schmelzepithel, die Ganoblasten[1]) von der Schmelzpulpa trennt.

Außen grenzt sich das Schmelzorgan wieder durch eine geschlossene Lage von kubischen Epithelzellen (äußeres Epithel des Schmelzorganes) ab, das an den Seiten der Zahnpapille mittels eines Umschlagsrandes in das Schmelzepithel übergeht. An seiner Oberfläche springt dieses äußere Epithel später (Fig. 448) in Form halbkugeliger oder stumpf höckerförmiger Wucherungen vor, zwischen welche reich vaskularisiertes Bindegewebe eindringt.

Das ganze Schmelzorgan schnürt sich bald von der Zahnleiste ab bis auf einen ganz dünnen Verbindungsstrang. Es erreicht rasch ein beträchtliches Volumen und

1) Von γανος, der Schmelz. Diesen Ausdruck führe ich hier statt des längeren Adamantoblasten und des sprachlich falsch gebildeten Ameloblasten ein.

nimmt zunächst die Form der künftigen Zahnkrone an, für die es den Raum gleichsam offen hält. Von einer Wurzel ist lange nichts zu sehen; sie wird erst später, wenn die Krone schon durchzubrechen beginnt, durch allmähliches Vorwachsen des epithelialen Umschlagsrandes des Schmelzorganes in die Tiefe in ihrer Form vorgezeichnet.

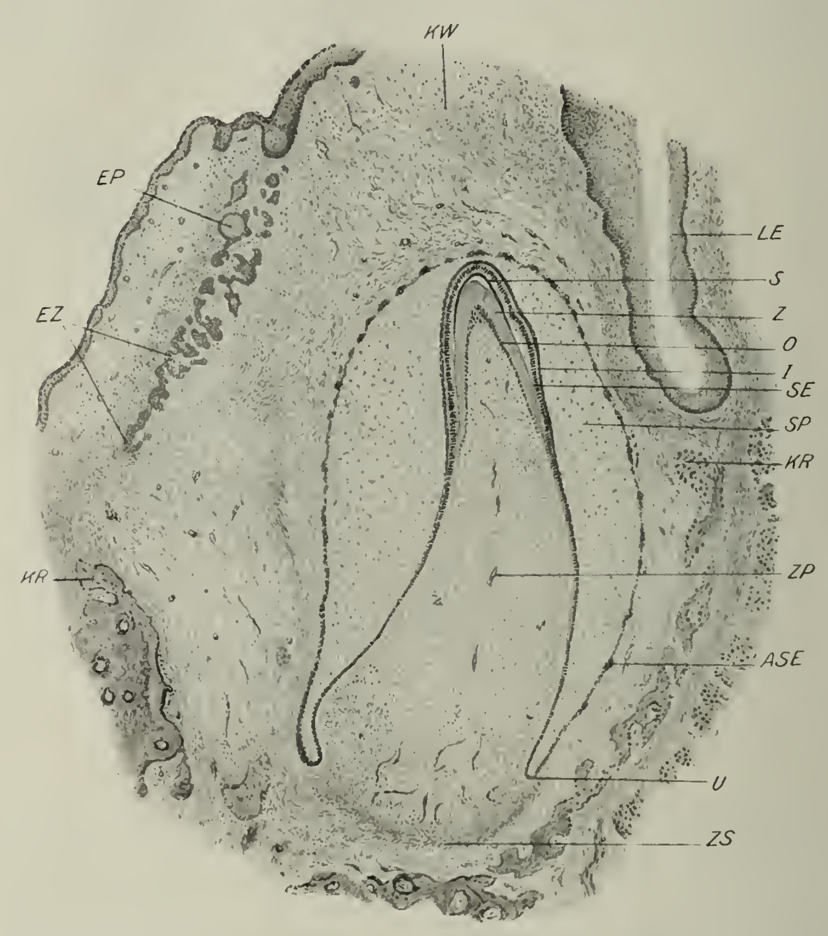


Fig. 448. Anlage des unteren medialen Schneidezahns vom 5monatigen Embryo. Pikrinsublimat. Sagittalschnitt. *ASE* äußeres Schmelzepithel; *EP* Epithelperlen in den Resten der Ersatzzahnleiste *EZ*; *I* intermediäres Epithel; *KR* knöcherner Alveolarrand; *KW* Kieferwall; *LE* Pflasterepithel der Lippe; *O* Odontoblastenlage; *S* Schmelzkappe (hat sich durch Lösung und Schrumpfung vom Zahnbein abgehoben); *SE* inneres Schmelzepithel (auch teilweise abgehoben); *SP* Schmelzpulpa; *U* Übergang des äußeren in das innere Schmelzepithel; *Z* Zahnbein (der helle Streifen über den Odontoblasten unverkalkt); *ZP* Zahnpulpa; *ZS* Zahnsäckchen. V. 30.

Wenn das Schmelzorgan des Michzahnes schon weit entwickelt ist, bildet die Zahnleiste abermals eine epitheliale Anlage für den bleibenden Zahn, die allmählich lingualwärts an der Milchzahnanlage in die Tiefe wächst.

Der Verbindungsstrang mit der Zahnleiste löst sich dann auf, wobei er oft eine Umwandlung in konzentrisch geschichtete Epithelperlen erfahren kann. Das Mesoderm, welches das Schmelzorgan umgibt, wird zu einer membranartigen Umhüllung, dem Zahnsäckchen, verdichtet, welches sich in der Tiefe einerseits auf die Oberfläche der Zahnpapille fortsetzt und andererseits diese nach untenhin begrenzt.

Die Bildung der harten Zahnsubstanzen beginnt an der Spitze der Zahnpapille, welche um diese Zeit ihre endgültige Größe schon erreicht hat. Bei mehrhöckerigen Zähnen setzt diese Bildung an jedem Höcker für sich ein, und die getrennten Anlagen verschmelzen später.

Das erste, was auftritt, ist das Zahnbein. An der Oberfläche der Zahnpapille, welche um diese Zeit aus einem embryonalen Gallertgewebe mit dicht gedrängten Zellen und reichlichen Blutgefäßen besteht, differenziert sich eine epithelartige Schichte zylindrischer Zellen, die Odontoblasten (Fig. 449). Diese sondern an ihrer Außenfläche das Zahnbein ab, so daß man dessen verschiedene Entwicklungsstadien von der Kronenspitze nach unten geordnet verfolgen kann.

Das erste, was man als Anlage des Zahnbeines bemerkt, ist eine feine, strukturlose Membran (Membrana praeformativa von Raschkow) an der Oberfläche der Odontoblasten und Fortsetzungen dieses Häutchens auch zwischen diese hinein in Form von Fasern, die unter allmählicher Verdünnung in der Pulpa verschwinden. Beide Ausscheidungen lassen sich mit Bindegewebsfärbungen (Mallorys Methode, Pikrofuchsin) deutlich sichtbar machen (Taf. XII, Fig. 450).

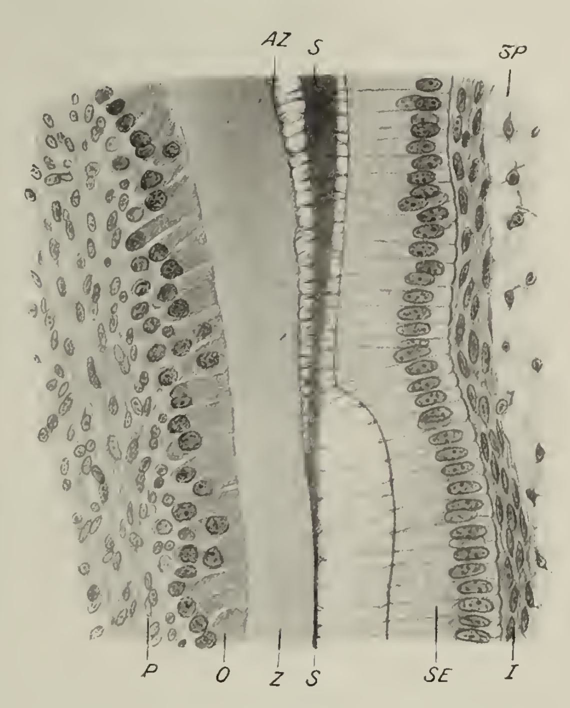


Fig. 449. Schmelz- und Zahnbeinbildung. (Die Stelle bei *Z* aus der Fig. 440 bei 380facher Vergrößerung.) *AZ* durch die erste Schmelzlage arrodierte Zahnbein-Oberfläche; *I* intermediäre Schicht des Schmelzorgans; *O* Odontoblastenlager; *P* Zahnpapille; *S* erste Schmelzlage, von der sich unten das Schmelzepithel (*SE*) durch Schrumpfung abgehoben hat, während oben sich die Schmelzlage vom Zahnbein abgehoben hat; *SP* Schmelzpulpa.

Diese erste, häutchenartige und homogene Ablagerung ist die Vorstufe des Zahnbeines (Prädentin, v. Ebner). Sie verdickt sich durch weitere Differenzierung von den Odontoblasten aus und nimmt später eine fibrilläre Struktur, parallel zur Oberfläche der Zahnpapille, senkrecht zur Längsachse der Odontoblasten an. Dies kann man zweifellos feststellen, wenn man den vorwachsenden Rand der Dentinkappe (des sog. Zahnscherbchens) von der Oberfläche der Papille abpräpariert und von der Fläche her betrachtet oder parallel zur Fläche in Schnitte zerlegt. Man sieht dann (Taf. XII, Fig. 451) parallelfaserige Bündelchen längsverlaufender Fibrillen, die untereinander durch Fibrillenaustausch anastomosieren und sich zugespitzt gegen den freien Rand in ein strukturloses Häutchen, das Prädentin, verlieren.

Zwischen den sich überkreuzenden Bündelchen sieht man die Querschnitte der Odontoblastenfortsätze, bzw. der Kanälchen. Bei hoher Einstellung auf die innere Fläche des Zahnscherbchens sieht man die optischen Querschnitte der anhaftenden Odontoblasten und zwischen ihnen die der Prädentinfasern, die zuerst v. Korff beschrieben (aber falsch gedeutet) hat.

Ist die abgelagerte, fibrilläre Masse etwas dicker, so beginnt auch die Verkalkung in den von den Odontoblasten entfernten Teilen. Es treten feinste Kalkkörnchen auf,

die immer dichter aneinander rücken, bis die Schichte ganz verkalkt ist. Gegen die innere, unverkalkte Zone springt die verkalke mit halbkugeligen Buckeln vor, die weniger deutlich bei den Milchzähnen, als bei den bleibenden ausgebildet sind. Häufig treten Kalksalze unabhängig von der bereits verkalkten Masse auf, die erst sekundär mit ihr zusammenfließen und so geschieht es, daß zwickelförmige Teile zwischen den zusammenfließenden Buckeln unverkalkt bleiben und die Interglobularräume bilden.

Die Anordnung dieser entspricht also immer der jeweiligen Grenze zwischen verkalktem und unverkalktem Zahnbein.

Hat die abgelagerte Zahnbeinschichte eine Dicke von etwa 40 μ erreicht, so sieht man nichts mehr von den Prädentinfasern zwischen und unter den Odontoblasten, sie sind mit einbezogen worden in die Dentinanlage. Dagegen sieht man sie immer wieder an dem dünnen, vorwachsenden Rande des Zahnscherbchens, im Bereich der Krone.

Sie scheinen eine mechanische Bedeutung zur Fixierung des dünnen Zahnbeinüberzuges gegenüber dem Turgordrucke der Papille zu besitzen, eine Art von Spannfasern darzustellen, welche die dünne Zahnbeinlamelle in ihrer Lage erhalten. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Fasern schräg nach unten in der Richtung des Wachstums der Papille gespannt erscheinen (Taf. XII, Fig. 450). Bei der Wurzelbildung treten sie — als überflüssig — gar nicht mehr auf.

In dem Maße, als die Zahnbeinanlage an Dicke zunimmt, wird der Raum für die Papille immer mehr eingeengt, die Odontoblasten werden immer enger aneinander gepreßt, so daß, besonders an den Spitzen und Höckern, ein Teil sogar aus der Reihe gedrängt, in die Tiefe rückt und die Odontoblastenlage geschichtet erscheinen kann.

Ein Teil des Odontoblastenkörpers wird zur Zahnbeinfaser, die mit der Dickenzunahme des Zahnbeines an Länge zunimmt und teils schon gegabelt oder verästelt in das Zahnbein eingeschlossen wird, teils nach dem Einschluß sekundär die seitlichen Äste treibt.

Obwohl die Mehrzahl der Odontoblasten als permanente Zellen fungieren, kann einer oder der andere ganz in Grundsubstanz umgewandelt werden; eine Neubildung von Zellen durch Mitose findet nicht mehr statt, sobald die Zahnbeinbildung begonnen hat.

Die Bildung des Schmelzes geht von den zylindrischen Zellen des Schmelzorganes, dem inneren Schmelzepithel, aus und beginnt erst, wenn bereits verkalktes Zahnbein abgelagert ist; sie reicht auch später niemals weiter, als verkalktes Zahnbein vorhanden ist. Auch die Schmelzzellen vermehren sich nicht mehr, wenn sie Schmelz zu bilden beginnen.

Die Schmelzzellen lagern zunächst an ihrer Innenfläche, also unmittelbar auf die vorerst noch vollkommen glatte Zahnbeinoberfläche, eine homogene, weiche Masse ab, welche sich bald in faserförmige Fortsätze der Zellen (sog. Tomessche Fortsätze) als Anlage der Schmelzprismen und in ein, zwischen diesen angeordnetes, zusammenhängendes Wabenwerk, die Kittsubstanz, sondern läßt. Zerzupft man solchen jungen Schmelz, so lassen sich die Fortsätze aus dem Wabenwerk herausziehen und in Zusammenhang mit den Zellen isolieren (Fig. 454). Zwischen Fortsatz oder Prismenanlage und Zelle ist eine membranartige Ablagerung sichtbar, die eine Sonderung in Prismenanlage und Kittsubstanz noch nicht erkennen läßt und am Schnitt wie ein die Innenfläche der Schmelzzellen überziehender, zusammenhängender Kutikularsaum, an der isolierten Zelle als deckelförmiger Aufsatz (*c*) erscheint, dem erst die getrennten Prismenanlagen aufsitzen.

Man hat in diesem Kutikularsaum die Anlage des Schmelzoberhäutchens sehen wollen (Huxley, Kollmann), doch hat er zunächst nichts damit zu tun.

Dieser Schmelz ist eine unverkalkte, optisch neutrale Masse. Alsbald sieht man aber an der vorher glatten Oberfläche des Zahnbeines Grübchen auftreten (Fig. 449), welche kaum anders gedeutet werden können, als daß hier von seiten der jungen Schmelzprismen eine Resorption stattfindet, die mit einer Aufnahme von Kalksalzen durch die Prismenanlagen zusammenhängt.



Erklärung zu Tafel XII

Fig. 450. *Radiärer Längsschnitt durch den Rand der Zahnbeinanlage von einem Schneidezahn eines Schweineembryo. Flemmings Gemisch; Mallorys Bindegewebsfärbung; aa' Schmelzzellen; b unverkalktes Zahnbein, bei b' in die Membrana praeformativa (Prädentin) übergehend; c v. Korffsche Fasern; d Odontoblasten, bei d' noch nicht differenziert; ee' Pulpa. V. 200.*

Fig. 451. *Rand des Zahnscherbchens von einem Schneidezahn eines 25 cm langen Schweinefetus. Formalin. Mit der Schere herausgeschnitten und durch Abschaben von den deckenden Geweben befreit, nach Mallory gefärbt. Das Präparat entspricht der mittleren Partie der Schichte bb' in der vorigen Figur von der Fläche betrachtet (um 90° gedreht). Die längsverlaufenden leimgebenden Fibrillen deutlich, gegen den unteren freien Rand (das Prädentin) hin sich verlierend. Starke Vergrößerung.*

Fig. 452. *Unterer mittlerer Schneidezahn vom Neugebornen im sagittalen Längsschliff mit dem polarisierenden Mikroskop untersucht. Linguale Seite des Zahnes links. a junger, optisch positiver Schmelz; b optisch neutraler Übergangsschmelz; c fertiger, negativ doppelbrechender Schmelz; d Zahnbein. V. 9.*

Fig. 453. *Analoger Längsschliff vom 5jährigen Kind. Gleiche Bezeichnungen und Vergrößerungen. Der Schmelz größtenteils negativ, nur gegen den unteren Rand dünne Lagen von Übergangs- und positivem Schmelz. Sämtliche Figuren nach v. Ebner.*

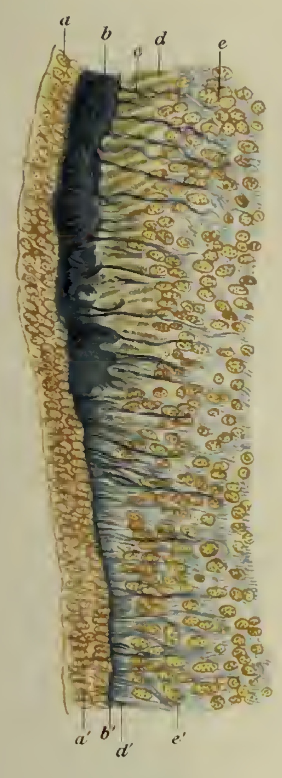


Fig. 450.



Fig. 451.

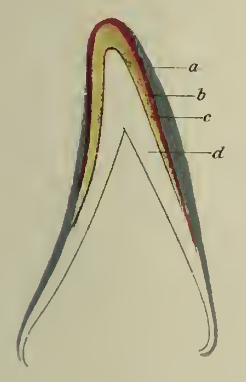


Fig. 452.

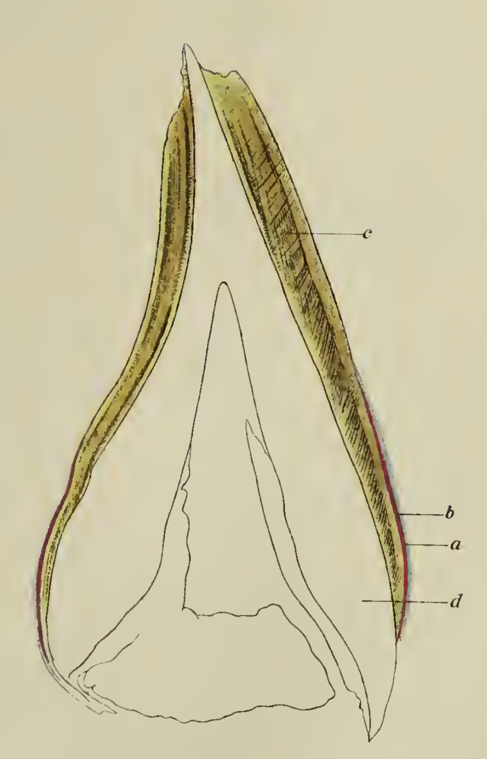


Fig. 453.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

Die inneren Abschnitte der Schmelzzellen lassen eine stärkere Körnung erkennen, die sich in Osmiumsäure bräunt, und dieselben Körner zeigen die jungen Prismen, offenbar Material für die Verkalkung dieser Prismen.

Die Grübchen an der Oberfläche des Zahnbeines haben aber wahrscheinlich auch eine mechanische Bedeutung für die festere Verbindung zwischen Schmelz und Zahnbein (etwa, wie die Knochenbuckel, welche an den Gelenküberzügen in den Knorpel eingreifen).

Die Verkalkung der Prismen erfolgt zuerst und sehr allmählich, indem die Kalkkörnchen, welche diesem jungen Schmelz eine starke Färbbarkeit mit Hämatoxylingemischen verleihen, immer dichter aneinander rücken. Doch bleibt der Schmelz trotz dieser Kalkablagerung noch lange schneidbar, ist nun aber doppeltbrechend, und zwar positiv einachsig, mit Bezug auf die Längsrichtung der Prismen geworden (Hoppe-Seyler).

Mit fortschreitender Verkalkung schwindet in den Prismen die organische Substanz immer mehr, so daß endlich beim Lösen des Schmelzes mit Säuren von den Prismen nichts mehr übrig bleibt, wohl aber das Wabenwerk der Kittsubstanz.

In diesem Stadium lassen sich die Schmelzprismen durch Zerrupfen leicht auf längere Strecken isolieren.

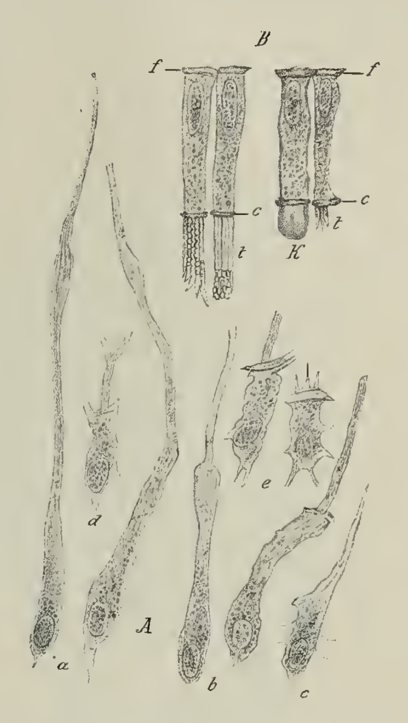


Fig. 454. Isolierte Odontoblasten *A* und Schmelzzellen *B* von einem Schneidezahne des Neugeborenen. Müllers Flüssigkeit. *a*, *b* Odontoblasten vom oberen Teil der Krone. *c*, *d*, *e* vom Seitenabhange gegen das zugeschärfte Ende des Zahnbeins; *K* homogene Masse einen Tomesschen Fortsatz bedeckend; *c* Kutikularsaum; *f* Fußplatten; *t* Tomessche Fortsätze (Anlage der Prismen) der Schmelzzellen. V. 450. (v. E.)

Durch immer weitere Ablagerung von seiten einer und derselben Schmelzzelle und durch sekundäre Umwandlung nimmt das einzelne Schmelzprisma an Länge, der Schmelz an Dicke zu, und die Schmelzbildung schreitet von der Spitze gegen die Seitenabhänge der Krone vor, während von innenher mehr Zahnbein abgelagert wird.

Während der definitiven Umwandlung des jugendlichen, weichen und positiv doppeltbrechenden Schmelzes in den harten, negativen können die Schmelzzellen noch immer Stoffe in das nicht ganz erhärtete Prisma abgeben, wie dessen Durchdringbarkeit für Farben und Metallsalze, die im fertigen Prisma nicht mehr vorhanden ist, beweist. Offenbar spielt dabei auch das Zahnbein eine Rolle, durch welches auf dem Wege der durch die Resorption an der Oberfläche eröffneten Kanälchen Stoffe zugeführt werden können, welche in der unverkalkten Kittsubstanz sich ausbreiten. Wenn die Zähne sich zum Durchbruch anschicken, ist der Schmelz an der Spitze bereits hart. Diese Erhärtung wird am besten mit dem Polarisationsmikroskope verfolgt und geht in derselben Reihenfolge vor sich wie die Ablagerung. Zuerst erhärten die unmittelbar am Zahnbein anliegenden Teile von der Kronenschneide abwärts (Taf. XII, Fig. 452), erst dann die oberflächlichen Partien, wobei der positiv doppeltbrechende Schmelz durch ein neutrales Zwischenstadium endlich negativ wird.

Dabei verdicken sich die Prismen auf Kosten der Zwischensubstanz, bis auch diese größtenteils verkalkt, so daß an Schliffen überhaupt nichts mehr von Prismen zu sehen ist. Aber auch der härteste, anscheinend homogene Schmelz läßt im Anfange der Ätzung die Prismengrenzen deutlich hervortreten.

Gewöhnlich geht die Erhärtung aber nicht ganz gleichmäßig vor sich; namentlich in den Parallelstreifen von Retzius und in den Schmelzfaserbüscheln von Ebner an der Basis des Schmelzes tritt fast niemals eine ganz vollständige Erhärtung ein.

Die Wurzelbildung beginnt verhältnismäßig spät, erst, wenn der Zahn sich zum Durchbruch anschickt. Um diese Zeit ist das Schmelzorgan größtenteils aufgebraucht, bis auf eine oberflächliche, doppelte Zellage; der Schmelz ist an seine Stelle getreten. Die letzte Differenzierung an der Oberfläche der Schmelzzellen überzieht als ein einheitliches, mit der Kittsubstanz zusammenhängendes Häutchen, das Schmelzoberhäutchen, den Schmelz.

Nach untenhin wächst aber der Umschlagsrand des Schmelzorganes weiter; es verlängert sich — bei einwurzeligen Zähnen — in Form eines doppelwandigen Hohlzylinders, der Epithelscheide (v. Brunn), dessen innere Wand aus höheren, dessen äußere aus mehr abgeplatteten Epithelzellen gebildet wird; sie dringt wie ein Locheisen vor und sondert auf diese Weise die Papille vom Mesoderm.

An der Oberfläche der Papille schreitet die Differenzierung von Odontoblasten fort, die ihrerseits Zahnbein bilden.

Der Durchbruch des Zahnes hängt wohl wesentlich mit der Ausbildung und Verlängerung der Wurzel zusammen, wodurch der Zahn immer mehr in die Höhe geschoben wird. Seine Spitze bringt die epitheliale Umhüllung, den Rest des Schmelzorganes, sowie das Zahnfleisch mit seinem Epithel zur Atrophie und durchbricht endlich diese Gewebe.

Das letzte ist die Bildung des Zementes. Das gefäßhaltige Bindegewebe der Umgebung und des Zahnsäckchens, dessen Zellen sich in Osteoblasten (Zemento- oder Petroblasten) umwandeln, durchbrechen die Epithelscheide, indem sie diese in Gruppen von Zellen auflösen, die noch lange im Zahnperiost, oft in Form konzentrisch geschichteter Körperchen, gefunden werden. Die Osteoblasten lagern auf das Zahnbein Knochen (an der Wurzel) oder Zement ab. Die Verbindung der Wurzelhaut mit dem Periost geht erst sekundär vor sich, wenn das Zahnsäckchen aufgebraucht ist.

Fig. 455. Unterer Milch- und bleibender Eckzahn vom $3^1/_2$jähr. Kind. Abbildung aus zwei Schnitten kombiniert, bei 30facher Vergrößerung gezeichnet, aufs $3^1/_2$fache reduziert. *ä* äußeres Schmelzepithel des Ersatzzahnes am Umschlagsrande; *e* Zement des Milchzahnes; *d* Dentin; *dk* Zahnkeim, darüber die Krone des Ersatzzahnes schon gebildet; *e* inneres Schmelzepithel; *h* Rest der Zahnleiste; *k* Knochen mit Gefäßräumen; *p* Pulpa; *s* Schmelz; *so* Schmelzorgan; *v* Wurzelhaut mit Epithelzellennestern; *z* Zahnfleisch; *zs* Zahnsäckchen. (v. E.)

Die Bildung des bleibenden Zahnes erfolgt im wesentlichen in analoger Weise. Er entwickelt sich unter dem Milchzahne (Fig. 455). Beim Zahnwechsel wird dessen Wurzel, wie die knöcherne Scheidewand, durch Ostoklasten resorbiert, welche Resorption oft bis in den Schmelz hineingreift. Dadurch wird der Milchzahn gelockert und endlich von dem nachschiebenden Ersatzzahn zum Ausfall gebracht.

Daß bei der Bildung des Ersatzzahnes die Resorptionsgruben an der Schmelz-Zahn-

beingrenze, ebenso wie die Buckel an der Verkalkungsgrenze im Zahnbein viel deutlicher entwickelt sind als bei den Milchzähnen, wurde schon erwähnt. Desgleichen, daß der Schmelz an der Oberfläche das Relief der Schmelzwülstchen erhält, welches dem Milchzahne ebenso fehlt, wie die Retziusschen Streifen.

Die Zunge.

Die Zunge ist ein muskulöses Organ, welches aus quergestreiften Muskeln besteht, die teils von Knochen entspringen, teils der Zunge selbst eigen sind. Dieser muskulöse Körper wird von einer Schleimhaut überzogen, deren bindegewebiger Anteil innig mit dem Perimysium zusammenhängt und ziemlich derb, nicht sehr spaltenreich, mehr hautartig und nicht wesentlich verschieblich ist auf der Muskulatur, indem eine Submucosa fehlt. Die Muskelfasern, welche in diese als Fascia linguae bezeichnete Bindegewebsschichte ausstrahlen, zeigen oft reichliche, baumartige Verästelungen. Gelegentlich können in ihr auch ganz vereinzelte Bündel glatter Muskelfasern beobachtet werden. Im hinteren Teil der Zunge finden sich zwischen den Muskelfasern reichlich Fettzellen eingelagert. Überzogen wird diese papillentragende Propria von dem geschichteten Pflasterepithel der Mundhöhle; jedoch nur an der Unterfläche der Zunge glatt. Am Rücken und am Rande der Zunge erheben sich verschieden gestaltete Papillen frei über die Oberfläche. Man unterscheidet fadenförmige (P. filiformes), pilzförmige (P. fungiformes) und umwallte Papillen (P. circumvallatae).

Fig. 456. Senkrechter Durchschnitt durch eine Papilla fili- und fungiformis von der Zunge eines Hingerichteten. Zenkers Flüss. *A* Arterie; *B* Bindegewebsstroma der P. fungiformis; *KH* Keratohyalinkörner in den oberflächlichen Zellen der P. filiformis; *M* quergestreifte Muskelfasern; *N* Nerv; *P* sekundäre Papillen; *V* Vene; *Z* zellreiches Stroma mit Blutgefäßen und Lymphspalten. V. 46.

Am Seitenrande der Zunge finden sich Papillen von sehr unregelmäßiger Gestalt, welche hier alle Übergänge zu deutlichen, meist senkrecht gestellten Falten bilden. Diese zeigen knapp vor dem Abgang des Arcus palato-glossus eine besondere Entwicklung als sog. Papillae foliatae.

Die fadenförmigen Papillen zeigen verschiedene Formen; bald sind sie einfache, schmale, zugespitzt endigende Erhebungen (Fig. 456), andere laufen in mehrere Spitzen aus, und ihr Epithel überragt sehr weit den bindegewebigen, ebenfalls in sekundären Papillen sich erhebenden Sockel.

Das Epithel zeigt Erscheinungen, welche an die bei Raubtieren vorkommende Verhornung erinnern. Die Zellen an der Spitze sind zu einer festen, dichten Substanz, die oft wie ein Hornfaden erscheint, umgewandelt, die aber nicht Horn ist. Doch zeigen die Zellen Keratohyalinkörnchen und lösen sich an den Seitenabhängen der Spitze mit einem äußeren Rand ab, so daß sie an Durchschnitten abstehen, wie die Äste eines Fichtenbaumes. Sind zwei Spitzen vorhanden, so spannen sich die Zellen in blätterförmigen Lagen, die nach unten konvexe Bogen bilden, zwischen ihnen aus.

Das Epithel schilfert sich leicht ab, besonders bei Verdauungsstörungen (»belegte Zunge«).

Die pilzförmigen Papillen (Fig. 456, *B*) erreichen eine Höhe von 0,7—1,8 mm, eine Breite von 0,4—1 mm und werden glatt vom geschichteten Pflasterepithel überzogen, in welches hinein sich stets eine größere Anzahl sekundärer, bindegewebiger Papillen erheben. Sie sind besonders an der Zungenspitze dicht gestellt, an den Seitenrändern der Zunge oft stark abgeflacht (P. lenticulares, W. Krause). Sie besitzen verhältnismäßig weite Gefäße im zentralen Teil ihrer Schleimhautoberfläche angesammelt, weshalb sie auch im Leben deutlich rötlich erscheinen.

Die umwallten Papillen (Fig. 457) sind beim Menschen, 6—12 an der Zahl, meist 9, am Zungengrunde in zwei schräg nach vorne und außen gerichteten Reihen angeordnet, so daß sie ein nach vorn offenes V bilden, dessen Spitze im Foramen caecum liegt. Sie sind eingesenkt in die Schleimhaut, so daß sie kaum über sie hervorragen, und werden ringsum von einem Graben umgeben, der seinerseits vom Wall begrenzt wird. In den Grund des Grabens oder durch die seitliche Wallwandung münden die Ausführungsgänge seröser Drüsen. Gelegentlich kann ein solcher Ausführungsgang auch neben der Papille frei von der Oberfläche der Zunge ausmünden.

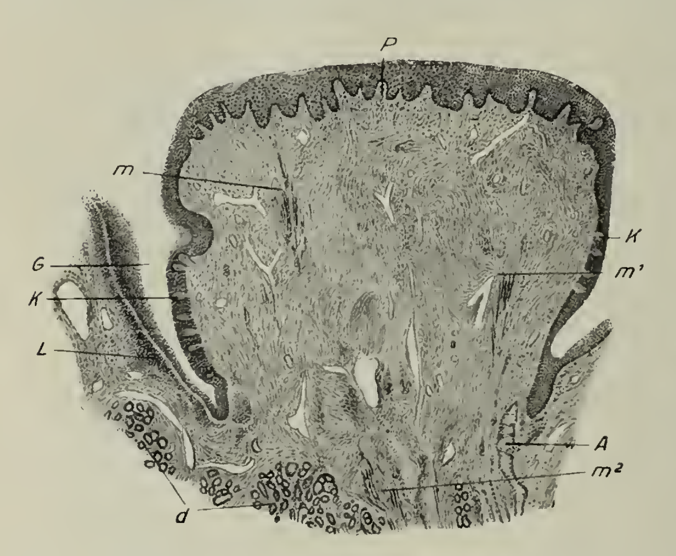


Fig. 457. Umwallte Papille einer 45jährigen Frau. Senkrechter Durchschnitt. *A* Ausführungsgang seröser Drüsen; *d* seröse Drüsen; *G* Graben; *K* Geschmacksknospen; *L* adenoide Infiltration der Wallwandung; *m*, *m*¹, *m*² glatte Muskelfasern (zufälliger Befund); *P* sekundäre Papillen an der Oberfläche. V. 27 (S.).

Die Form der Papillen ist beim Menschen selten sehr regelmäßig. Oft erscheinen sie, von oben her betrachtet, mit gelappten Rändern oder da und dort mit dem Wall verwachsen, so daß der Graben wiederholt unterbrochen ist; oft hängen sie auch seitlich untereinander zusammen.

Am Durchschnitt zeigen sie bei regelmäßiger Entwicklung eine verkehrt kegelförmige Gestalt. Ihre Oberfläche, d. h. die Basis des Kegels, trägt eine größere Anzahl sekundärer Papillen, die glatt vom Pflasterepithel überzogen werden. An den Seitenabhängen sitzt das Epithel einer papillenlosen Schleimhaut auf, doch können eigentümliche, hellere Zellgruppen, welche dieses niedrigere Epithel senkrecht durchsetzen, Papillen vortäuschen.

Es handelt sich jedoch um die Geschmacksknospen, welche ringsum in einer wechselnden Anzahl von Reihen, 3—5 und mehr, übereinander, aber durchaus nicht regelmäßig angordnet sind.

Auch im gegenüberliegenden Wall können solche Geschmacksknospen vorkommen, dies ist bei Nagetieren die Regel; niemals jedoch finden sie sich beim erwachsenen Menschen an der Oberfläche.

Sie sind, wie ihr Name sagt, von knospen- oder auch tonnen- bis zwiebelförmiger Gestalt und sitzen oft mit breiter Basis der Schleimhautoberfläche auf, während ihr zugespitztes Ende, dem Graben zugewendet, diesen fast erreicht.

Die Schleimhautoberfläche ist unter ihnen von eigentümlichem Aussehen, reich an kleinen Zellen, aber frei von Bindegewebs- und elastischen Fasern.

Die Geschmacksknospen besitzen beim Menschen eine Höhe von 77—81 μ, eine Breite von 40 μ und bestehen aus zylindrischen Zellen, welche in einfacher Reihe das geschichtete Pflasterepithel des Abhanges durchsetzen und an Isolations- oder nach Golgi imprägnierten Präparaten verschiedene Formen erkennen lassen. Man unterscheidet sie im wesentlichen als Stütz- und Stiftchenzellen.

Erstere umgeben allein die Oberfläche der Knospen, sind daher faßdaubenartig gekrümmt und auch als Deckzellen bezeichnet worden. Sie besitzen meist nahe der Basis einen ovalen Kern und einen breiteren Fuß; ihre oberen, zugespitzten Enden neigen sich so zusammen, daß sie ein Grübchen, das sog. Geschmacksgrübchen (Fig. 458), begrenzen, welches mit einem engen Kanal die oberflächlichsten Lagen der platten Zellen des Pflasterepithels durchbohrt und in den Graben mündet. Manchmal liegt die Mündung, der Geschmacksporus, als Loch in einem oberflächlichen Zellschüppchen.

Ähnliche Elemente kommen als gerade gestreckte Stützzellen (Pfeilerzellen) im Inneren vor. Sie besitzen, wie erstere, ein zugespitztes, freies Ende, während der mehr prismatische Körper in verschiedenen Höhen den Kern enthält und eine wabige Protoplasmastruktur zeigt.

Die Stiftchenzellen hat man als eigentliche Geschmackszellen von ihnen unterscheiden wollen. Sie stellen schlanke, stäbchenartige Elemente dar, mit einer Anschwellung nahe der Mitte, welche den Kern enthält. Ihr Protoplasma ist mehr längsstreifig, und ihren basalen Enden haften am Isolationspräparate nicht selten feinste. variköse Nervenfäden an.

Der periphere Fortsatz trägt einen stiftchenförmigen Aufsatz, der in das Geschmacksgrübchen hineinragt. Dieses entsteht dadurch, daß die Zellen in verschiedenen Höhen ihr Ende finden.

Fig. 458. Geschmacksknospen vom Abhange einer Papilla vallata. 9jähr. Knabe. Pikrinsublimat. H. E. *e* geschichtetes Pflasterepithel; *n* hypoepitheliales Fasernetz; *p* Geschmacksporus, nach innen sich in das Knospengrübchen fortsetzend; *s* Stiftchenzellen; *st* Stützzellen. V. 400. (v. E.)

In einer wohlentwickelten Knospe kann man 12—20 solcher Stiftchenzellen zählen; man hat sie für die spezifischen Sinneszellen gehalten, doch macht das Vorkommen von Übergangsformen eine scharfe Trennung von den Stützzellen unmöglich. Diese Geschmacksknospen erhalten reichliche, feinste Nerven, die später besprochen werden sollen.

Das bindegewebige Stroma der umwallten Papillen enthält spärliche elastische Fasern und gelegentlich verstreute, glatte Muskelfasern (Fig. 457).

Die Papillae foliatae stellen bei vielen Tieren, wo sie zuerst beschrieben wurden, scharf abgegrenzte, flach kuchenförmige Organe (Mayers Organ) von längselliptischem Umriß dar, welche senkrecht zu ihrer Längsachse eine, z. B. beim Kaninchen, höchst regelmäßige Querstreifung zeigen. Diese entspricht einer Zusammensetzung aus einer verschiedenen Anzahl von Blättern (beim Kaninchen 11—15), welche an Längs-

schnitten durch das Organ quer getroffen und durch tiefe Furchen (Geschmacksfurchen) voneinander getrennt werden. Diese Blätter enthalten an ihren beiden, den Furchen zugewendeten Flächen mehrere Reihen von Geschmacksknospen übereinander (Fig. 459).

Beim Menschen sind die P. foliatae (Fig. 460) nicht deutlich abgegrenzt, sehr wechselnd entwickelt und oft schwer von anderen Furchen am Zungenrande zu unterscheiden. Sie bestehen beim Kinde aus 4—8 Blättern, an deren Abhängen Geschmacksknospen sehr unregelmäßig verteilt sind; an manchen können sie ganz fehlen, an anderen wieder bis an die Oberfläche reichen. In den Grund der Furchen münden ebenfalls kleine Drüschen.

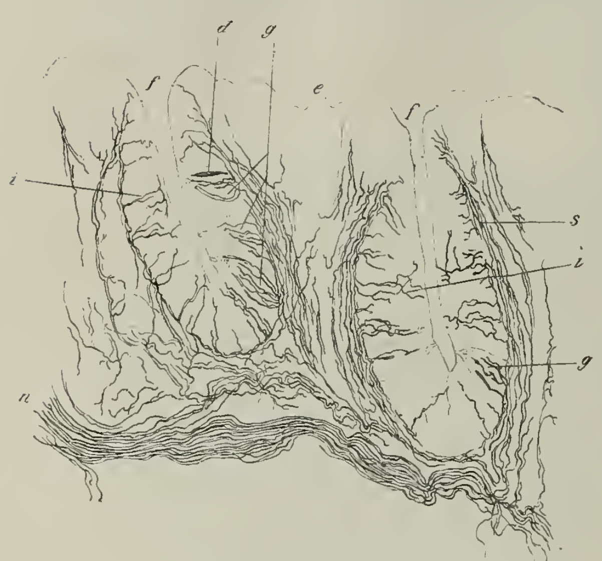


Fig. 459. Senkrechter Schnitt von der Papilla foliata der Ratte. Silberimprägnation nach Golgi. *d* Stützzelle; *e* Epithel der Falte zwischen zwei Furchen *f*; *g* Geschmacksknospen mit intra- und zirkumgemmalen Nervenfasern; *i* intergemmale Nervenfasern; *n* dickeres Nervenbündel; *s* hypoepithelialer Plexus. V. 200. (v. E.)



Fig. 460. Papilla foliata vom 9jähr. Knaben. Senkrecht durchschnitten. Pikrinsublimat. *a* Adenoides Gewebe; *e*. Epithel der Blätter über sekundären Papillen; *ed* Eiweißdrüsen; *k* Geschmacksknospen längs der Furchen; *m* Muskelbündel. V. 18. (v. E.)

Vereinzelt finden sich Geschmacksknospen noch an der Oberfläche der P. fungiformes und an der hinteren Fläche des Kehldeckels, wo sie manchmal auf der Spitze sekundärer Schleimhautpapillen sitzen, sowie im Schleimhautüberzug an der Innenfläche der Aryknorpel.

Die Spitzmaus besitzt am Eingang der Speiseröhre, in deren ventraler Wand zwei symmetrisch gelegene, flachkuchenförmige Papillen (Plakoden), deren Oberflächenepithel zahlreiche Geschmacksknospen enthält. In ähnlicher symmetrischer Anordnung sind neuestens (B. Grossmann) Geschmacksknospen im laryngealen Pharynxabschnitt bis zum unteren Rande der Ringknorpelplatte bei einer menschlichen Frühgeburt beobachtet worden.

Die Drüsen der Zunge. Der Körper der Zunge ist drüsenfrei mit Ausnahme der Spitze, in welche sich eine gemischte Schleimdrüse mit Halbmonden, die Glandula lingualis anterior (auch Nuhnsche oder Blandinsche Drüse) eingelagert findet. Sie mündet an der Unterfläche mit mehreren Ausführungsgängen aus. Zahlreiche Drüschen finden sich am Zungengrunde, und zwar rein seröse um die P. vallatae (Fig. 457) und an den hinteren, seitlichen Zungenrändern um die P. foliatae, deren Ausführungsgänge in der Tiefe oder an den Wällen der Gräben oder in die Geschmacksfurchen einmünden, und reine Schleimdrüsen hinter den P. vallatae, deren Ausführungsgänge in die Gruben der hier massenhaft angehäuften, solitären Lymphknötchen der Tonsilla lingualis (S. 304) einmünden, so daß ihr geschichtetes Epithel

vielfach von den Leukozyten durchwandert und gelockert erscheint. Sonst fehlt adenoides Gewebe in der Zunge; nur in den Wällen der P. vallatae kommen gelegentlich ebenfalls knötchenförmige Einlagerungen vor.

Gefäße und Nerven der Zunge.

Die Zunge ist reich mit Blut- und Lymphgefäßen versehen. Die gröberen Blutgefäße verlaufen in den Muskelscheidewänden und bilden in der Schleimhaut einen Plexus. Aus diesem gehen reichliche Netze für die Papillen hervor, aus denen sich Kapillarschlingen in die sekundären Papillen begeben. Die umwallten Papillen sind besonders durch weite Venennetze ausgezeichnet.

Die Lymphgefäße bilden einen gröberen Plexus in der Tiefe der Schleimhaut und einen feineren unter den Papillen, in welchen die Kapillaren der Papillen einmünden. Reiche, umspinnende Kapillaren erhalten die Lymphfollikel am Zungengrunde.

Die Nerven, welche den vorderen Zungenabschnitt versorgen, gehören dem Trigeminus (N. lingualis) an, während der hintere Abschnitt vom Glosso-pharyngeus versorgt wird. Sie bilden Geflechte in der Schleimhaut, in deren Verlauf Ganglienzellen eingeschaltet sind; solche können bis in die Körper der P. vallatae, gelegentlich auch in die Fascia linguae verfolgt werden.

Markhaltige Stämmchen treten im vorderen Drittel in die Papillen ein und endigen hier teils in Krauseschen Endkolben oder in Meißnerschen Tastkörperchen, teils als marklose Endverästelungen im Epithel. Auch Muskelspindeln besitzt die Zunge in ihrer Muskulatur (Fig. 344). Besonders reich sind die Nervengeflechte unter und in den P. vallatae und foliatae, welche ja der Hauptsache nach das Geschmacksorgan darstellen.

Die Nerven treten in das Epithel ein und endigen hier (Fig. 459) mit baumartigen Verästelungen und Endknöpfchen, teils zwischen den Knospen (intergemmale Endigung), teils umspinnen diese Enden die Deckzellen (zirkumgemmale Endigung) bis zum Geschmackporus empor. Unter den Knospen findet sich ein dichter Plexus, welcher die Basis manchmal schalenförmig umgibt und als Cupula bezeichnet wurde. Endlich treten selbständige Ästchen in das Innere der Knospen (intragemmale Endigung) ein und umgeben mit ihren Endverästelungen besonders die Stiftchenzellen. Es findet also ein inniger und reicher Kontakt zwischen Epithelzellen und Nervenenden statt, nirgends jedoch ein kontinuierlicher Übergang der letzteren in die ersteren.

Die Gräben, in welche die Geschmackspori münden, dienen zur Ansammlung der geschmackserregenden Flüssigkeiten, welche in den Geschmacksgrübchen in unmittelbare Berührung mit den kutikularen Stiftchen der Schmeckzellen gebracht werden.

Das seröse Sekret der in die Gräben der P. circumvallatae und foliatae einmündenden Drüsen ist wohl bestimmt, die Schmeckstoffe wieder wegzuschwemmen.

Die Geschmacksknospen am Kehldeckel werden mit dem sog. Nachgeschmacke, dem Schmecken verdunstender Substanzen in Zusammenhang gebracht.

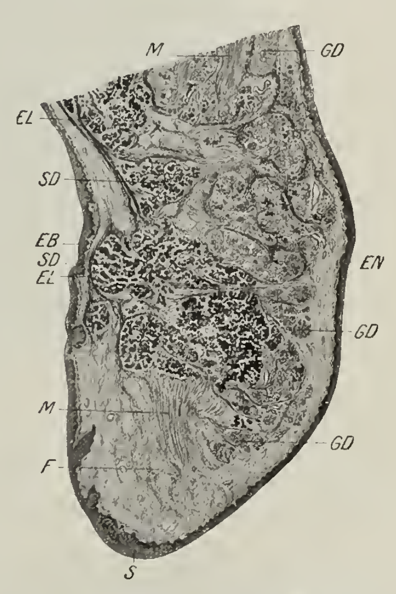


Fig. 461. Längsschnitt durch das Zäpfchen einer Hingerichteten. Erlickis Flüss. und 1% Eisessig. Delaf. H. E. *EB* Pflasterepithel der bukkalen Fläche; *EL* elastische Längsfaserschicht; *EN* Epithel dem Nasen-Rachenraum zugewendet; *F* Fettgewebe: *GD* gemischte Drüsen; *M* quergestreifte Muskelfasern; *S* Spitze der Uvula; *SD* Schleimdrüsen. V. 12. Das elastische Gewebe (schwarz) ist nach einem analogen, spezifisch gefärbten Schnitte eingezeichnet.

Die Drüsen der Mundhöhle.

Die zahlreichen Drüsen, welche in die Mundhöhle einmünden, werden anatomisch gewöhnlich als Schleimdrüsen (die kleinen) und als Speicheldrüsen (die großen) unterschieden. Diese Einteilung hat nichts mit dem histologischen Bau zu tun.

Zu den ersteren gehören die bereits erwähnten Glandulae labiales, buccales und linguales; außerdem noch die des weichen und harten Gaumens, die Gl. palatinae. Diese sind auf der der Mundhöhle zugewendeten Fläche, also auch an der vorderen

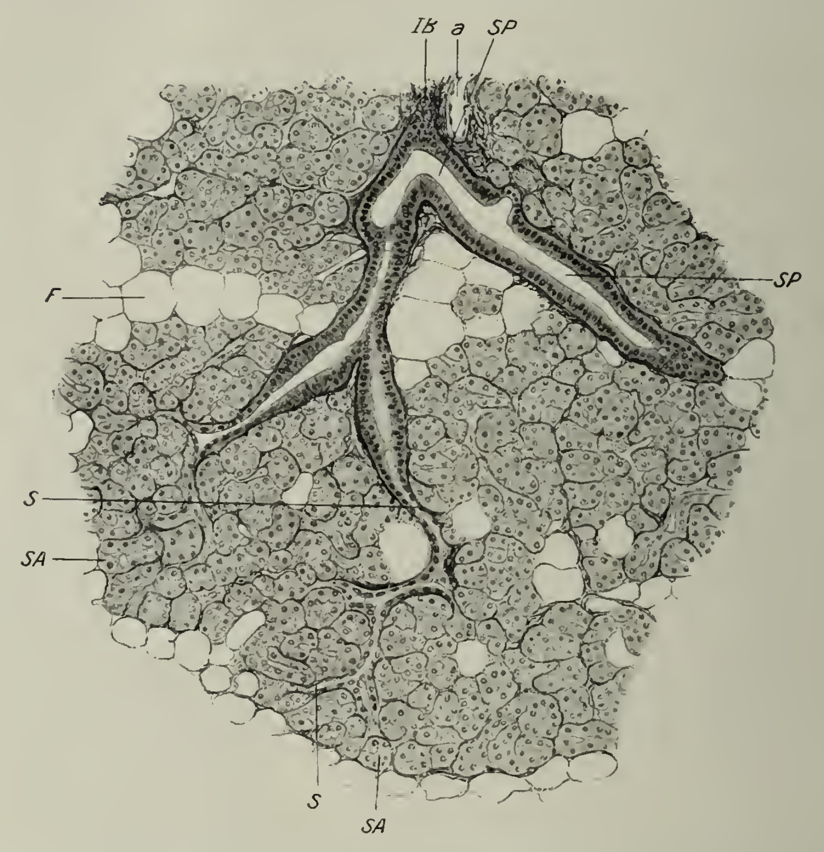


Fig. 462. Aus einem Schnitt durch die Ohrspeicheldrüse eines Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. *a* Arterie; *F* Fettzellen; *IB* interlobuläres Bindegewebe; *S* Schaltstücke; *SA* absondernde Endschläuche; *SP* Speichelrohr, sich verästelnd. V. 110.

Fläche der Uvula (Fig. 461) reine Schleimdrüsen, deren Körper in der Tiefe unter einer elastischen Grenzfaserlage liegen, welche von den Ausführungsgängen durchbrochen wird. An der dem Nasen-Rachenraume zugewendeten Seite liegen sie oberflächlich und sind gemischter Natur.

Alle diese kleinen Drüschen gehören dem tubulo-alveolären Typus an (vgl. S. 90). Ihr Ausführungsgang verzweigt sich mehrfach und geht unmittelbar in die Endstücke über, welche für sich wieder verästelt, vielfach gewunden und mit seitlichen, halbkugeligen Ausbuchtungen versehen sind.

Zu den großen Drüsen gehören die Parotis, die Submaxillaris und die Sublingualis.

Diese werden aufgebaut aus einer unendlichen Anzahl kleinster Einzeldrüschen (vgl. Taf. III), die zu kleineren und immer größeren Läppchen vereinigt sind.

Der Hauptausführungsgang verzweigt sich zwischen den Läppchen und besitzt nahe der Mündung ein geschichtetes, weiterhin ein einfaches zylindrisches bis kubisches Epithel und eine bindegewebige Wandung.

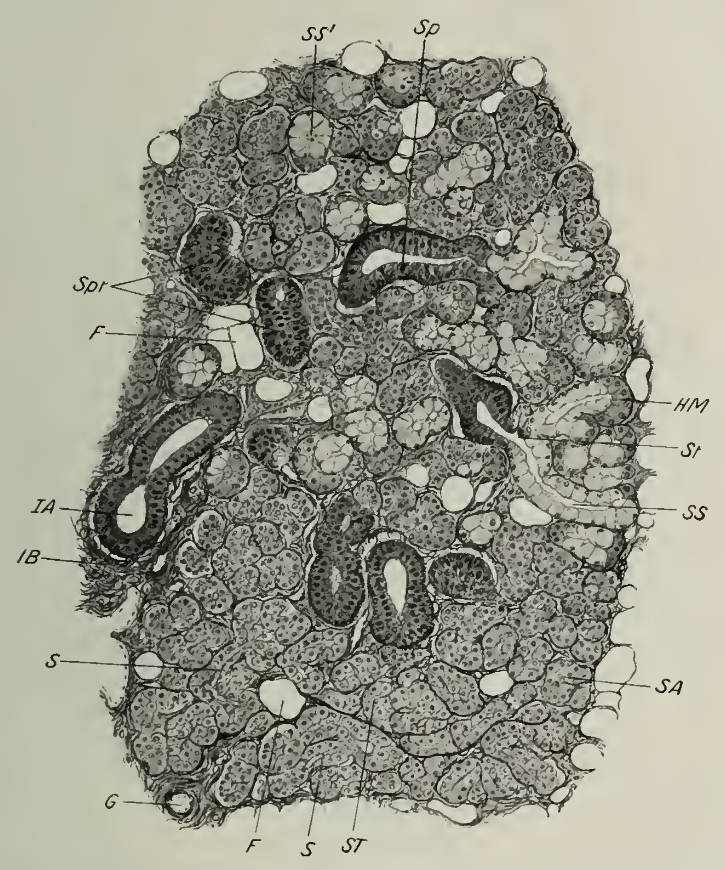


Fig. 463. Aus einem Schnitt durch die Unterkieferspeicheldrüse eines 50jährigen Mannes. 3 h p. m. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. *F* Fettzellen mit gelöstem Inhalt; *G* Blutgefäß; *HM* Halbmond; *IA* Interlobulärer Ausführungsgang in ein Speichelrohr übergehend; *IB* interlobuläres Bindegewebe; *S* Schaltstücke in Endschläuche übergehend; *SA* seröse Alveolen; *Sp* Speichelrohr; *SS* Schleimschlauch längs, *SS'* quer getroffen; *St* kurzes Schaltstück in einen Schleimschlauch übergehend; *Spr* angeschnittene Speichelröhren. V. 110.

Im Inneren der kleinsten Läppchen ist das Bindegewebe sehr spärlich, doch kann man es durch Einstich und Eintreiben von Flüssigkeit (künstliche Ödeme) in Form zarter Lamellen, in welchen die reichlichen Blutkapillaren verlaufen, sichtbar machen. Zwischen diesen Lamellen und den Membranae propriae der Drüsenschläuche sind Spalten, die man als Lymphräume bezeichnet hat, die aber nicht direkt mit Lymphgefäßen zusammenhängen. Echte Lymphgefäße sind nur zwischen den größeren Läppchen nachgewiesen.

Über die reichlichen Nervengeflechte siehe S. 270.

Die Glandula parotis oder Ohrspeicheldrüse (Fig. 462) ist eine rein seröse Drüse; nur ausnahmsweise (beim Hund und Meerschweinchen) finden sich dem Aus-

führungsgange (Ductus Stenonis) seitlich ansitzende, kleine, Schleimzellen führende Läppchen.

Im frischen Zustande sind ihre Zellen dichtkörnig. Die Schaltstücke sind sehr lang und von niedrigen bis ganz platten Zellen ausgekleidet, die sich bei Tieren oft noch über die Drüsenzellen in die Anfänge der Endschläuche hinein fortsetzen, ein Verhalten, das beim Pankreas viel ausgesprochener ist. Speichelröhren sind reichlich entwickelt. Regelmäßig finden sich einzelne Fettzellen zwischen und in den kleinsten



Fig. 464. Aus einem Schnitt durch die Unterzungendrüse eines 19jährigen Mädchens. Zenkers Flüssigkeit. *A*, *A'* interlobuläre Ausführungsgänge; *a* Arterie, *ag* feiner. interlobulärer Ausführungsgang; *F* extrahierte Fettzellen; *HM* Halbmond; *SA* seröse Schlauchstücke; *SS* Schleimschläuche; *v* Vene. V. 110.

Läppchen; ihre Größe entspricht beiläufig jener der einzelnen Alveolen. Der Ausführungsgang erhält ein geschichtetes Zylinderepithel, in dem sich nicht selten Becherzellen finden.

Die Glandula submaxillaris oder Unterkieferdrüse (Fig. 463 und Taf. III) ist beim Menschen von gemischtem Charakter, doch so, daß die Endstücke von serösen Zellen ausgekleidet sind und diese Zellen überwiegen (muko-seröser Typus). Spärliche, Schleimzellen führende Gänge können in solche von serösem Charakter übergehen; außerdem sitzen Gruppen von serösen Zellen seitlich den Schleimschläuchen als Halbmonde auf. Einzelne Gangsysteme bestehen ausschließlich aus serösen Zellen. Reine Schleimschläuche fehlen. Sie enthält auch reichlich Speichelröhren und Schaltstücke, die von mehr kubischen Zellen ausgekleidet sind und teils in Schleim-, teils in seröse Schläuche übergehen.

In der Wand des Ausführungsganges (Ductus Whartoni) können spärliche, glatte Muskelzellen, in seinem Epithel Becherzellen vorkommen.

Die Glandula sublingualis oder Unterzungendrüse (Fig. 464) kommt einmal als große Drüse mit einheitlichem Ausführungsgange (Ductus Bartholini) vor, oder sie ist in eine Reihe von Einzeldrüschen (5—8) aufgelöst, die mit ebensovielen Ausführungsgängen (Ductus Rivini) münden, und bildet so gleichsam einen Übergang zu den kleinen Drüschen der Mundhöhle. Man hat diese zwei Formen als Gl. sublingualis monostomatica und polystomatica unterschieden. Sie ist, umgekehrt wie die Submaxillaris, eine vorwiegend muköse (sero-muköse) Drüse, deren Endschläuche überwiegend von Schleimzellen ausgekleidet werden, während die Eiweißzellen in Form von Halbmonden aufsitzen. Spärlich kommen aber auch ganz aus serösen Zellen bestehende Schläuche vor.

Speichelröhren fehlen, und die feineren Äste des Hauptausführungsganges gehen unmittelbar in Röhren mit kubischem Epithel und diese in Schleim- oder seröse Schläuche über. Nur ausnahmsweise finden sich in Drüsen mit einheitlichem Ausführungsgange auch Speichelröhren.

Der Schlundkopf und die Speiseröhre.

Am Isthmus faucium geht die Schleimhaut der Mundhöhle in die des Rachens über, und hier findet sich ein förmlicher Ring von adenoidem Gewebe eingelagert. Am Grunde der Zunge befinden sich die Zungenbalgdrüsen, deren Gesamtheit als Tonsilla lingualis bezeichnet wird. Die papillenfreie Oberfläche erscheint durch zahlreiche, halbkugelige oder flachere Erhebungen mit zentraler, kraterartiger Einziehung höckerig. Diese Höcker entsprechen hypoepithelialen, lymphadenoiden Knötchen, mit manchmal deutlichen Keimzentren, welche von Ausführungsgängen der tiefer gelegenen Schleimdrüsen durchbohrt werden. Sie münden in die kraterförmigen Einziehungen. Seitlich schließen sich die Gaumenmandeln (Tonsillae palatinae) an, welche auch schon besprochen wurden (S. 304). Auch im weichen Gaumen findet sich adenoides Gewebe diffus eingelagert. Er wird vorn vom Pflasterepithel der Mundhöhle bedeckt und enthält reine Schleimdrüsen, während die hintere Fläche vom mehrreihigen, flimmernden Zylinderepithel des Respirationstraktes überzogen wird und die Drüsen den seromukösen Charakter zeigen.

Die Übergangsregion ist individuell wechselnd; meist greift das Pflasterepithel auf den dorsalen Teil des weichen Gaumens verschieden weit über und bedeckt stets die Uvula (Fig. 461). Doch zeigt diese an ihrer Hinterfläche gemischte Drüsen, an der Vorderfläche reine Schleimdrüsen. Nur an der Spitze kann eine Verschiebung beider vorkommen.

Im Schlundkopf überkreuzen sich der Verdauungs- und der Atemweg, was Übergänge der epithelialen Bedeckung und der Drüsen bedingt. Das Pflasterepithel der hinteren Rachenwand zieht sich hoch gegen den Schlundkopf empor und macht hier (im allgemeinen in der Fortsetzung des Nasenhöhlenbodens) durch Vermittlung eines Übergangsepithels, das echtes geschichtetes Zylinderepithel ist, dem mehrreihigen, flimmernden Zylinderepithel des Respirationstraktes Platz.

Am Rachendach findet sich zwischen den Mündungen der Ohrtrompeten und um diese herum reichlich adenoides Gewebe mit Sekundärknötchen (Keimzentren), die Rachenmandel (Tonsilla pharyngea) und die mit ihr zusammenhängenden Tubenmandeln, welche besonders bei Kindern stark entwickelt sind.

Über der Rachenmandel senkt sich auch das Epithel in Furchen und Falten ein und zeigt Übergangsformen an der Oberfläche; in der Tiefe der Falten ist es aber stets ein mehrreihiges Zylinderepithel. Hier münden wieder zahlreiche Drüsen, vorwiegend gemischten Charakters, ein. Doch auch einzelne reine Schleimdrüschen können

vorkommen. Charakteristisch für den Schlundkopf ist das Vorhandensein feinster, längsverlaufender Züge elastischer Fasern, welche meist der quergestreiften Muskulatur als zusammenhängende Lage dicht aufliegen; im Bereich der hinteren Rachenwand hebt sich diese elastische Grenzfaserschichte jedoch von der Muskulatur ab und trennt eine eigentliche Schleimhaut von einer Submucosa. Die Körper der reinen Schleimdrüsen liegen stets unter dieser elastischen Grenzlage, durchbohren sie mit ihren Ausführungsgängen und münden an der Basis zwischen zwei Papillen. Diese Mündung ist meist von einer Ansammlung von Lymphozyten umgeben (Fig. 465).



Fig. 465. Rachenwand eines 11 jährigen Mädchens am Längsschnitt *A* Ausmündung einer Schleimdrüse *D* auf der Höhe einer Schleimhautfalte. *E* Pflasterepithel; *L* Leukozytenansammlung um die Drüsenmündung; *M* Muskelhaut; *M'* durch den Drüsenkörper abgedrängte Fasern derselben. V. 27 (S.).

Wo im Bereiche des Schlundkopfes und des Gaumens gemischte Drüsen vorkommen, liegen sie stets über der elastischen Grenzfaserschichte.

Am Übergange des Schlundkopfes in die Speiseröhre, iu der Höhe des Ringknorpels, tritt an Stelle der elastischen Grenzfaserlage eine, zunächst aus vereinzelten, längsverlaufenden, glatten Muskelbündelchen bestehende Muscularis mucosae auf, die sich weiter abwärts zu einer geschlossenen Lage vereinigt.

Sie trennt nun im Bereiche des ganzen Verdauungsrohres bis zum After eine eigentliche Schleimhaut von einer Submucosa.

Während im Anfangsteile noch die quergestreiften Muskeln des Schlundkopfes auf die Speiseröhre übertreten, grenzt sich das Rohr bald als selbständiges ab, und man kann an ihm eine Muscularis propria unterscheiden, welche aus einer inneren Ring- und einer äußeren Längsfaserschicht besteht.

Mit der Nachbarschaft ist das Rohr durch lockeres, mit zahlreichen, meist längs verlaufenden, elastischen Fasern versehenes Bindegewebe, das eine Faserhaut bildet, verbunden. So lassen sich an der Speiseröhre im allgemeinen sieben Schichten unterscheiden, welche in derselben Reihenfolge, aber in verschiedener Beschaffenheit, im ganzen folgenden Verdauungsrohr (Magen, Darm) wiederkehren:

1. das Epithel,
2. die bindegewebige Grundlage der Schleimhaut (Tunica propria) [1]),
3. die Muscularis mucosae,
4. die Submucosa,

1) Sie wird von manchen auch als Mucosa bezeichnet, wozu aber auch das Epithel und die zwei folgenden Schichten gehören.

5. die innere, zirkuläre und
6. die äußere, longitudinale Schichte der Muscularis propria,
7. die Faserhaut, die im Darm zur Serosa wird.

Das Epithel bleibt im Ösophagus bis zur Kardia das hohe, geschichtete Pflasterepithel der Mundhöhle.

Beim Embryo ist es ein, teils mehrreihiges, teils geschichtetes, flimmerndes Zylinderepithel (vgl. S. 98 u. f,), was deshalb von Interesse ist, weil es bei niederen Wirbeltieren zeitlebens ein solches bleibt und weil ausnahmsweise auch beim Erwachsenen Inseln von Zylinderepithel an gewissen Stellen vorkommen können, wie im folgenden gezeigt werden wird.

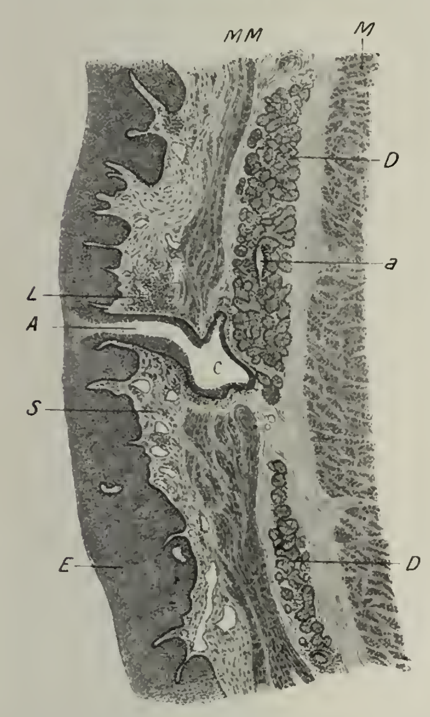


Fig. 466. Speiseröhre eines Hingerichteten. Unteres Drittel, längs. *A* Ausführungsgang einer Schleimdrüse *D*; *a* feiner Ausführungsgang in die absondernden Drüsengänge übergehend; *C* ampullenförmige Erweiterung; *E* Pflasterepithel; *L* Leukozytenansammlung in der papillentragenden Schleimhaut; *MM* Muscularis mucosae; *M* Ringfaserschicht der Muskelhaut. V. 27 (S.).

Es überzieht die Papillen der Schleimhaut. Diese sitzen zum Teil auf Längsleisten der vom Ringknorpel bis zum Foramen oesophageum in zahlreiche Längsfalten gelegten

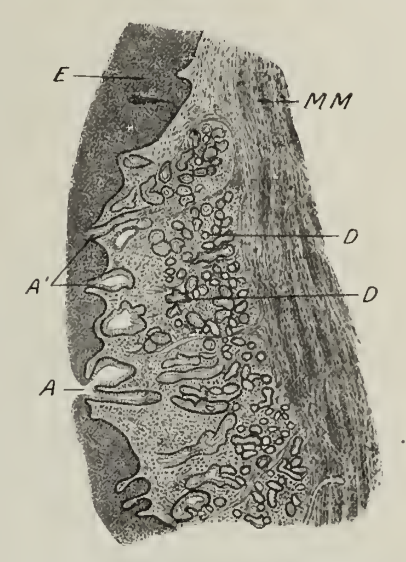


Fig. 467. Längsschnitt durch das obere Ende der Speiseröhre mit Drüsen vom kardialen Typus in der Mucosa *D*. 11 jähr. Mädchen, Müllers Fl. *A* und *A'* Mündung der Drüsen auf der Spitze der Papillen; *E* Pflasterepithel; *MM* Muscularis mucosae. V. 27 (S.).

Schleimhaut, deren Querschnitte nicht mit den Papillen verwechselt werden dürfen.

Die Propria besteht aus lockerem Bindegewebe, dem elastische Fäserchen beigemischt sind und das eine wechselnde Anzahl von Leukozyten enthält. Beim Neugeborenen macht es vielfach den Eindruck von adenoidem Gewebe.

Die Muscularis mucosae besteht nur aus längsverlaufenden, glatten Muskelbündeln.

Die Submucosa enthält vorwiegend längsverlaufende Bindegewebsbündel mit wechselnden Mengen von elastischen Fasern; sie steht durch bindegewebige Scheidewände, welche zwischen den Bündeln der eigentlichen Muskelhaut hindurchgehen, mit der Faserhaut in Verbindung.

Die Muskelhaut besteht im obersten Viertel aus quergestreiften Fasern, denen sich erst ganz vereinzelte, glatte beimengen. Allmählich treten letztere immer reichlicher auf und verdrängen die ersteren, so daß sie im unteren Drittel allein die zwei Lagen der Muskelhaut bilden.

Die Speiseröhre enthält, beim Menschen spärlich, reichlicher beim Hund, kleine Schleimdrüschen in der Submucosa (Fig. 466), deren Ausführungsgänge die Muscularis mucosae durchbohren und stets zwischen den Papillen ins Epithel einmünden. Beim Menschen und beim Schweine finden sich nahe ihrer Mündung meist kleine, knötchenartige Ansammlungen von Lymphozyten, die beim Hunde fehlen (Flesch). Die Drüsen sind reine Schleimdrüsen und kommen beim Menschen hauptsächlich im oberen und unteren Teil an der vorderen Wand vor, während der mittlere Abschnitt in der Regel drüsenfrei ist.

Im oberen Teil kommen in der Mehrzahl der Fälle und am Übergang in die Kardia regelmäßig Drüsen von ganz anderem Charakter vor. Zum Unterschied von den Schleimdrüsen liegen sie stets in der Mucosa (Fig. 467) und münden an der Spitze von Papillen aus. Sie bestehen aus verästelten und stark gewundenen Schläuchen, welche von hellen, kubischen bis zylindrischen Zellen ausgekleidet werden, deren Protoplasma von körniger Beschaffenheit, doch viel durchsichtiger als das der serösen Drüsenzellen ist und keine Schleimfärbung gibt. Zwischen den Zellen sind Sekretkapillaren. Diese Schläuche münden oft in ampullenförmig erweiterte, ebenfalls von einschichtigem, oft hohem Zylinderepithel, das deutliche Schleimreaktion zeigen kann, ausgekleidete Räume. Manchmal bilden diese Drüsen größere, zusammenhängende Lager; im oberen Teil des Ösophagus meist in dessen Seitenbuchten, am unteren Ende ringsum. An diesen Stellen kann das Pflasterepithel in größerer oder geringerer Ausdehnung von dem hohen Zylinderepithel der Ausführungsgänge ersetzt sein. Fast regelmäßig im unteren Abschnitt, gelegentlich im oberen, kommen an den einzelnen Drüsenschläuchen auch Belegzellen (siehe unten) zur Beobachtung, so daß es sich hier um förmliche Inseln von Magenschleimhaut im Bereich der Speiseröhre handelt.



Fig. 468. Längsschnitt durch die Speiseröhren-Magengrenze des Menschen. *E* Pflasterepithel des Ösophagus; *M* Magen; *Oe* Ösophagus; *S* bindegewebige Propria; *ac* im Bereich des Ösophagus ausmündende Kardiadrüse; *cd* Kardiadrüsen; *dd* Drüsenschläuche mit Belegzellen; *mm* Musc. mucosae; *ü* Übergang des Pflasterepithels in das zylindrische Magenepithel; *wd* erweiterte Drüsengänge. V. 120 (S.).

Der Magen.

Der Übergang der Speiseröhre in den Magen erfolgt an der Kardia mit einem scharfen, gezackten Rande, indem das dicke, geschichtete Pflasterepithel plötzlich zu einem einfachen Zylinderepithel absinkt.

Wie an allen solchen Übergangsstellen können die zwei Epithelarten individuell verschieden ineinander greifen und können sowohl losgelöste Pflasterepithelinseln im zylindrischen Magenoberflächenepithel, als auch umgekehrt, Inseln von Zylinderepithel, noch rings umschlossen von Pflasterepithel, vorkommen; letzteres macht makroskopisch den Eindruck von Erosionen.

In der von Zylinderepithel überzogenen Magenschleimhaut setzen sich die oben geschilderten tubulösen Drüsen als Kardiadrüsen fort, welche in ihrer Gesamtheit eine Zone von etwa 5 mm einnehmen (Fig. 468).

Das Oberflächenepithel kann hier beim Menschen gelegentlich den Charakter des (später zu besprechenden) Darmepithels zeigen, und die Schleimhaut kann auch Darmdrüsen zwischen den ausmündenden Gängen der Kardiadrüsen aufweisen (Heterotopie von Darmepithel und -drüsen).

Der Fundusteil des Magens wird von einem 20—40 μ hohen Zylinderepithel überzogen, welches als sezernierendes Drüsenepithel aufzufassen ist. Die Zellen sind im ganz frischen Zustande von zahlreichen Körnchen erfüllt, die sich mit absolutem Alkohol oder einem Gemisch von solchem und von Formalin (2 : 1) fixieren und mit Schleimfärbemitteln färben lassen (Fig. 469, *1*). Am nicht vollkommen lebensfrischen Epithel finden sich diese Körnchen nur noch im obersten Teil der Zelle in Form einer pfropfartigen Ansammlung (Biedermanns Pfropf) (*2*).

Postmortal, in Alkohol usw. fixiert, erscheinen sämtliche Zellen in helle, becherartige Gebilde (*3*) umgewandelt, deren Seitenwände scharf hervortreten, deren durch Schlußleisten verbundene, obere Enden eine weit offene Mündung zeigen und deren Inhalt sich nicht mehr mit Schleimfärbemitteln färben läßt. Der schleimige Inhalt dieser Zellen, in dem ein Diplosom, eingeschlossen in einem fadenförmigen Protoplasmafortsatz, nachgewiesen werden konnte, ist ganz verschieden von dem echter Becherzellen; der fertige Schleim wird durch Essigsäure nicht gefällt (R. Heidenhain).

Mit freiem Auge betrachtet, zeigt die Magenschleimhaut verstreichbare Falten und eine nicht verstreichbare, zart begrenzte Felderung, die aus Vielecken von 1—2 mm Durchmesser (Areae gastricae) besteht und dadurch bedingt zu sein scheint, daß Gruppen von Drüsen durch stärkere, bindegewebige Züge sich gegeneinander abgrenzen. Manchmal erscheinen diese Grenzen durch rötliche Färbung deutlicher, indem venöse Gefäße in den Feldergrenzen gefüllt sind. Manchmal springen diese Felder, wahrscheinlich durch Kontraktion



Fig. 469. Verschiedenes Aussehen menschlichen Magenoberflächenepithels nach verschiedener Vorbehandlung. *1* Lebensfrisch fixiert in Alkohol 2, Formalin 1. *2* nach kurzem Aufenthalt in warmer ³/₄% Kochsalzlösung ebenso fixiert; Ausbildung der sog. Biedermannschen Pfröpfe. *3* Behandlung mit Müllers Flüssigkeit. Becherzellenbild. V. 740.

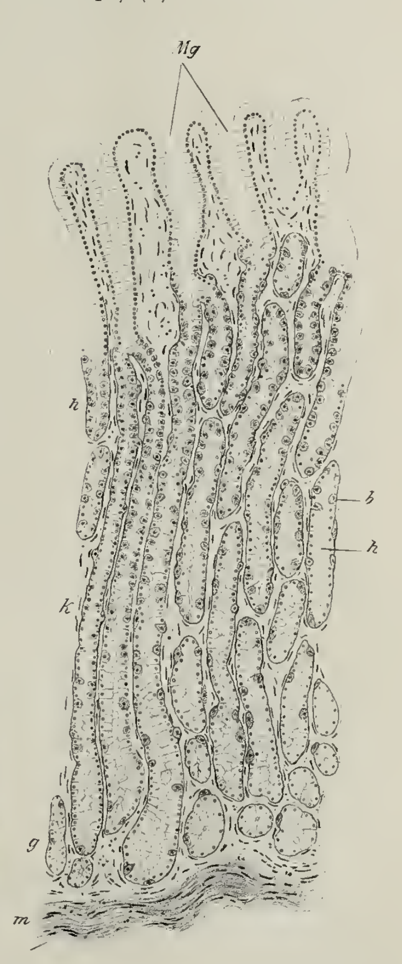


Fig. 470. Vertikalschnitt durch die Fundusschleimhaut des Magens. *Mg* Magengrübchen; *h* Hals; *k* Körper; *g* Grund der Drüsen; *m* Muscularis mucosae; *b* Belegzellen; *h* Hauptzellen. V. 85. (v. E.)

der Muscularis mucosae, als stark gewölbte Höcker vor und verursachen den sog. état mamelonné (Status mamillaris).

Innerhalb dieser Felder sieht man, unter Flüssigkeit, mit der Lupe zahlreiche, punktförmige Mündungen von Drüsengruppen, die sog. Magengrübchen (Foveolae gastricae) (Fig. 470), welche von Oberflächenepithel ausgekleidet werden und eine Tiefe von 100—350 μ bei einem Querdurchmesser von 60—120 μ erreichen.

In diese Grübchen münden stets mehrere, bald ziemlich gestreckte (beim Hund), seltener (beim Menschen) am Grunde gewundene und wenig verästelte Drüsenschläuche, die Glandulae gastricae propriae oder Fundusdrüsen mit verengtem Halse (Drüsenhals) ein (vgl. Fig. 89, *3*). Mit ihrem blinden, oft kolbenförmig verdickten Ende sitzen sie der Muscularis mucosae auf.

Der Drüsenhals wird von kubischen, dicht protoplasmatischen Zellen indifferenter Natur gebildet, während der eigentliche Drüsenschlauch zweierlei Zellen erkennen

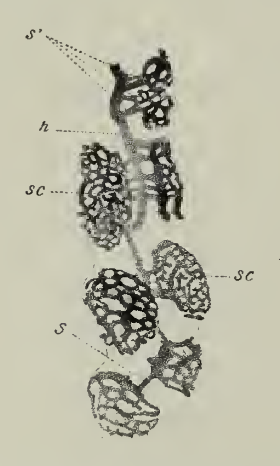


Fig. 471. Magensaftdrüse vom Meerschweinchen im Längsschnitt. Silberimprägnation nach Golgi. *h* Hauptgang; *s* und *s'* Sekretgänge; *sc* Korbkapillaren der Belegzellen. V. 530. (v. E.)

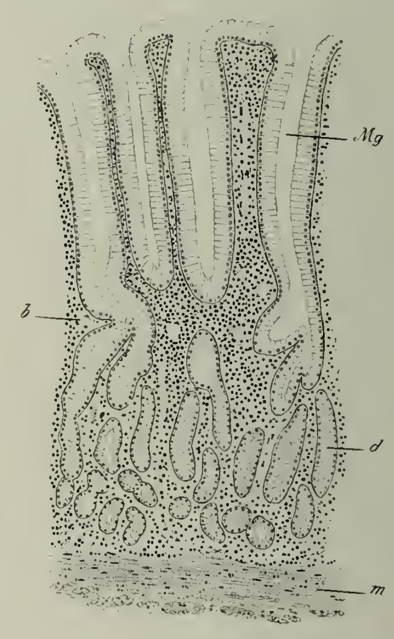


Fig. 472. Vertikalschnitt durch die Pylorusschleimhaut des Magens. Pikrinsublimat. *Mg* Magengrübchen; *b* Blutgefäße in der Schleimhaut; *d* Drüsenschläuche; *m* Muscularis mucosae. V. 85. (v. E.)

läßt: solche, welche die enge Lichtung unmittelbar umgeben und im Leben von spezifischen Körnchen dicht erfüllt sind, die Haupt- oder adelomorphen Zellen (vgl. S. 93). Sie zerfallen in der Leiche rasch[1]), die Körnchen, Vorstadien des Sekretes (Pepsinferment), werden größtenteils frei, und es bleiben nur mehr die kugeligen Kerne mit oder ohne Reste des Zellkörpers übrig. Sie färben sich auch am frisch mit absolutem Alkohol, der die Körnchen erhält, fixierten Präparate nicht mit Karmin und nur schwach mit sauren Farbstoffen.

Zwischen ihnen fehlen Sekretkapillaren (Stöhr gibt solche an).

Die zweite Zellart sind die Beleg- oder delomorphen Zellen, so genannt, weil sie meist vom Lumen abgerückt, an der Oberfläche vorspringend, zwischen die Haupt-

1) Gelegentlich können sie sich aber im Magen der Leiche tagelang und vollkommen isolierbar erhalten. Sie erscheinen dann bis auf den bloßen basal gelegenen Kern vollgepfropft mit den stark lichtbrechenden, groben Körnchen. In diesem Falle wird die Magenschleimhaut säurefrei gefunden. und es sind in den meist vielkernigen Belegzellen (siehe unten) keine Sekretkapillaren sichtbar.

zellen eingekeilt sind, sich deutlich mit Karmin und sauren Farbstoffen färben und auch in der Leiche leicht auffindbar sind. Man hat in älterer Zeit sie allein gekannt und sie als Labzellen bezeichnet.

Es sind große, meist polyedrische Zellen, mit einem, oft mit zwei kugeligen Kernen und einer viel feineren Körnung in ihrem Zelleib, als sie die Hauptzellen zeigen. Sie erreichen im Hauptstück die Lichtung mittels eines feinen Ganges zwischen den Hauptzellen hindurch. Er geht innerhalb des Zellkörpers in ein Netzwerk von Röhrchen über, welches binnenzellige Sekretkapillaren (Korbkapillaren) darstellt, wie die Golgi-Methode gelehrt hat (Fig. 471). Manchmal sind sie aber auch an Leichenmaterial als schwächer lichtbrechende, beim Tiefergehen mit der Mikrometerschraube zuerst rötlich aufleuchtende, dann hellere Netze an den frischen Belegzellen deutlich sichtbar.

Man nimmt nach R. Heidenhain an, daß diese Zellen die Salzsäure des Magensaftes absondern, da sie nur im Körper und Fundus des Magens vorkommen, der ausschließlich ein saures Sekret besitzt. Im Pylorus, der ein alkalisches Sekret absondert, fehlen diese Zellen in der Regel oder kommen doch nur vereinzelt, ausnahmsweise allerdings auch reichlicher vor.

Gegen den Hals der Drüse rücken sie enger aneinander und nehmen auch an der Begrenzung der Lichtung teil. Gegen den blinden Drüsengrund werden sie immer spärlicher und können endlich ganz fehlen.

Der Halsteil, welcher durch die kubischen, dicht protoplasmatischen Zellen, von indifferentem Charakter, mit den Magengrübchen verbunden wird, ist allein Sitz der Regeneration; in ihm allein finden sich Mitosen (Bizzozero), und von seinen Zellen geht allein einerseits die Neubildung von Drüsen, andererseits die des Oberflächenepithels vor sich.

Am Übergang in den Pylorus werden die Magengrübchen (Fig. 472) viel tiefer, und in sie münden daher kürzere, aber vielfach gewundene und verästelte (vgl. Fig. 89, *4*), am Querschnitt durch die Magenwandung wiederholt quer und schräg getroffene Drüsenschläuche ein. In diesem Übergangsteil mischen sich beide Drüsenformen, doch kommen gelegentlich, wie erwähnt, auch weiter im Pylorus einzelne Belegzellen an den Drüsenschläuchen vor.

In der Regel werden die Pylorusdrüsen, welche auch durch ein weiteres Lumen ausgezeichnet sind, nur von einer einzigen Zellart ausgekleidet, welche mehr jener der Kardiadrüsen gleicht, indem zwischen den Zellen Sekretkapillaren vorkommen, was zwischen den Hauptzellen der Fundusdrüsen nicht der Fall ist.

Die Drüsen des Magens besitzen eine Membrana propria aus flachen Zellen, deren platte Kerne der Basis der Drüsenzellen dicht anliegen und am Durchschnitt als dunkel gefärbte Stäbchen erscheinen.

Sie trennt die Drüsenzellen von dem Gewebe der Tunica propria. Diese ist, durch die Drüsenkörper auf schmale, blätterartige Durchgänge zwischen ihnen verdrängt, ein fibrillär-retikuläres Gewebe, dessen Maschenräume von einer wechselnden Anzahl von Lympho- und Leukozyten, aber auch von Plasmazellen und körnigen Zellen verschiedener Art erfüllt werden.

Auch zarte, glatte Muskelbündelchen steigen, von der Muscularis mucosae abzweigend, in das Stroma zwischen den Drüsen empor.

An manchen Stellen, besonders im Pylorus, kommt auch echtes adenoides Gewebe in Form solitärer Knötchen, welche die Schleimhaut vorwölben können, in letzterer vor. Man hat sie auch als Glandulae lenticulares bezeichnet.

Die Muscularis mucosae besteht aus zwei bis drei, bei Tieren auch aus vier Lagen glatter Muskelfasern, von denen stets eine innere, ringförmig verlaufende mit der nächstfolgenden, längs angeordneten abwechselt. So ist bei drei Schichten die äußerste eine zirkuläre, bei vier eine longitudinale.

Die Submucosa ist ein lockeres, lamelläres Bindegewebe, vermischt mit elastischen

Fasern, das auch reichlich Fettzellen, außerdem aber Nervennetze mit eingestreuten Ganglienzellen, Blut- und Lymphgefäße enthält. In der Umgebnng der Blutgefäße werden regelmäßig wandernde, leukozytäre Elemente, Mastzellen und eosinophile Zellen in geringer Anzahl getroffen.

Die Muskelhaut läßt nur am Pylorus zwei deutlich getrennte Schichten, eine stärkere, innere Ringfaserschicht und eine äußere, longitudinale erkennen. Im übrigen Teil ist die Anordnung durch Übertritt der Ösophagusmuskulatur und durch die Drehung des Magens eine sehr verwickelte.

Gefäße und Nerven des Magens.

Die Arterien bilden in der Submucosa ein Netz, aus welchem Ästchen für die Muskelschichten hervorgehen, dann aber auch Zweige für die Mucosa. Diese lösen sich am Grunde der Drüsen in ein kapillares, diese bis zur Mündung umspinnendes Maschenwerk auf, das die Mündungen mit engen Schlingen umgibt. Aus diesem hypoepithelialen Netz entspringen ziemlich weite Venen, welche in stärkeren Ästen und größeren Abständen senkrecht nach unten ziehen und am Grunde der Drüsen ein Netz bilden, welches mit einem gröberen, klappenführenden in der Submucosa zusammenhängt.

Die Lymphgefäße beginnen mit blinden, weiten Enden ziemlich oberflächlich, aber unterhalb der Blutkapillaren, zwischen den Drüsen, bilden am Grunde dieser ein enges Netz, das mit einem zweiten, weitröhrigen in der Submucosa zusammenhängt; dieses mündet in ein klappenführendes, intermuskulöses Netz von Lymphgefäßen. Die Lymphknötchen besitzen keine Lymphgefäße.

Die Nerven, welche teils aus dem Vagus, teils aus dem Sympathicus stammen, bilden unter der Serosa ein Flechtwerk (subseröser Plexus), aus dem Bündelchen die Längsmuskelschichte durchbrechen und sich zwischen den beiden Lagen der Muskelhaut zu einem groben Plexus (Pl. myentericus, Auerbach) ausbreiten, in dessen Knotenpunkten reichlich Ganglienzellen eingestreut sind. Er führt hauptsächlich sympathische Fasern und versorgt die glatten Muskelfasern.

Von diesem Plexus steigen Bündel in die Submucosa auf und bilden hier einen zweiten, feineren, engmaschigeren Plexus (Pl. submucosus, Meissner). Er enthält ebenfalls Ganglienzellen in seinen Knotenpunkten, gibt Endästchen für die Gefäße ab und entsendet zahlreiche Fäserchen in die Schleimhaut. Sie umspinnen hier die Drüsen bis an die Membrana propria und enden teils an dieser, teils an den verstreuten, glatten Muskelfasern.

Der Darm.

Am Pylorus geht die Magenschleimhaut in die des Dünndarms über. Statt der Magengrübchen sind nun Erhebungen der Schleimhaut, die Darmzotten (Fig. 473 u. 474), zu sehen, von denen etwa zehn auf dem Quadratmillimeter stehen und die 1 mm hoch, bald zylindrisch, bald mehr blattartig sind. Zwischen ihren Basen münden einfache, schlauchförmige Drüsen (die sog. Lieberkühnschen Krypten), mit kreisrunden Öffnungen.

Die Schleimhaut zeigt eigentümliche, quer zur Längsrichtung gestellte, gegen den Ausgang geneigte Falten, welche anfänglich niedrig sind, später höher werden, um endlich wieder abzunehmen und im unteren Teil des Ileum zu verschwinden. Diese Plicae circulares (Kerkring) sind nicht verstreichbar, wie die Falten der Magenschleimhaut, da in sie wohl die Muscularis mucosae, nicht aber die Muskelhaut eingeht.

Die Drüsen sind dicht gestellte, kurze, gerade und unverästelte Schläuche, die bis an die Muscularis mucosae reichen.

Im Anfangsteile des Duodenums finden sich aber auch in die Submucosa rundliche oder längliche Drüsenkörper eingelagert, die Gl. duodenales oder Brunner-

schen Drüsen (Fig. 473), welche in unmittelbarer Fortsetzung aus den Pylorusdrüsen hervorgehen, mit denen sie auch im feineren Aussehen übereinstimmen. Man sieht am Übergange die Pylorusdrüsen allmählich die Muscularis mucosae durchbrechen und teils über, teils unter dieser gelegen. Auch im Bereich des Duodenums liegen noch Teile der Drüsen über der Muskelschichte und sind dann leicht durch ihre hellere Färbung von den dunkler gefärbten Darmdrüsen zu unterscheiden.

Die Duodenaldrüsen sind schlauchförmig, aus vielfach verzweigten und stark gewundenen Röhren zusammengesetzt, so daß sie eine oberflächliche Ähnlichkeit mit Schleimdrüsen haben (vgl. Fig. 89, *5*).

Ihre hellen, feinkörnigen Zellen zeigen auch manchmal Schleimreaktion, so daß hier wohl auch funktionelle Unterschiede eine Rolle spielen[1]). Sie münden entweder in den Fundus der Darmdrüsen oder, mit eigenen Ausführungsgängen, an der Basis der Zotten.

Die Duodenaldrüsen reichen bis in die Gegend der Einmündung des Leber- und Pankreasganges und über diese hinaus. Sie sollen Pepsin abscheiden (Grützner), doch sind sie nicht vollkommen identisch mit den Pylorusdrüsen.

Die Darmzotten (Fig. 474) werden von einem, etwa 30 μ hohen, einfachen Zylinderepithel überkleidet, welches einen senkrecht gestrichelten Kutikularsaum von 1,7 μ Höhe besitzt; dieser besteht aus feinen Protoplasmafäden, die in eine zusammenhängende, weiche Masse eingelagert sind und die Streifung bedingen. Dieser Saum kann durch Behandlung mit Essigsäure im Zusammenhang abgelöst werden. Er steht in innigster Beziehung zum Resorptionsvorgang.

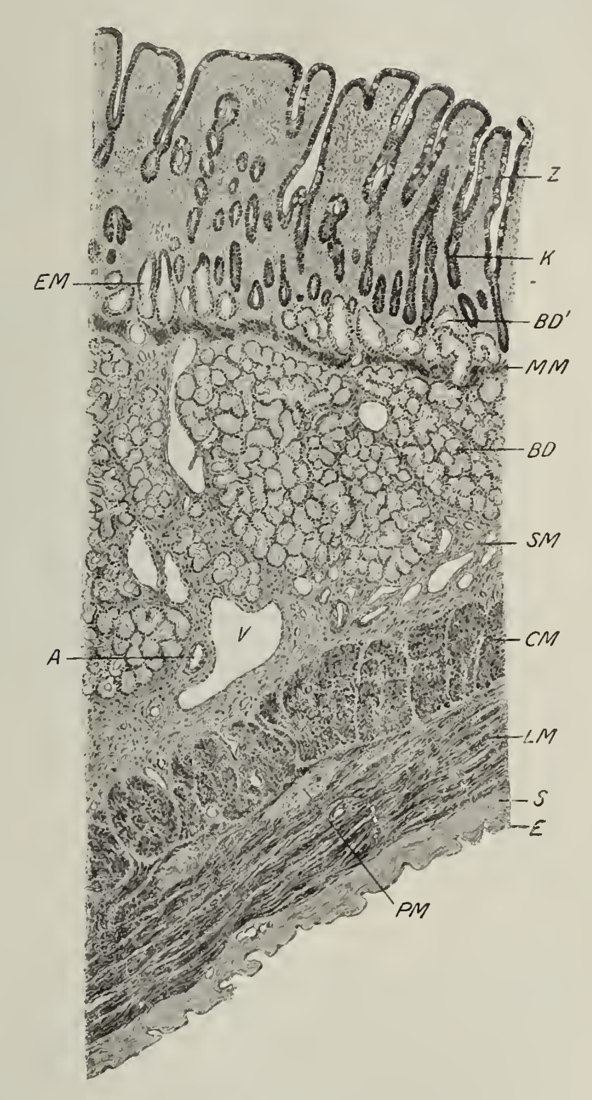


Fig. 473. Aus einem Längsschnitt durch das Duodenum des Menschen. Zenkers Flüssigkeit. *A* Arterie; *BD* Brunnersche Drüsen in der Submucosa; *BD'* in der Mucosa; *CM* Ringmuskellage, quer getroffen; *E* Peritonealepithel; *EM* Einmündung einer Duodenaldrüse in eine Krypte; *K* Lieberkühnsche Krypte; *LM* Längsmuskelschichte; *MM* Muscularis mucosae; *PM* Plexus myentericus am Durchschnitt mit einer Ganglienzelle; *S* Serosa; *SM* Submucosa; *Z* Zotte. V. 30.

1) Neben diesen Zellen wurde das gelegentliche Vorkommen einer zweiten Zellart, mit großen, oxyphilen Körnchen, sowohl in den Drüsenschläuchen, als auch in den Ausführungsgängen, beschrieben (Oppel, 1911).

Der Zelleib, welcher einen körnig-fädigen Bau besitzt, erscheint zur Zeit der Fettresorption vollgepfropft mit Fettkörnchen, während im Saum solche morphologisch nicht nachweisbar sind.

Die Neutralfette, Glyzerinverbindungen der Fettsäurereihe, müssen erst zerlegt werden und können nur flüssig den Saum passieren. Nicht zerlegte Fette könnten nur mikrosomal, in Form nicht nachweisbarer Tröpfchen, durchtreten.

Die ovalen Kerne der Zylinderzellen liegen an der Basis (Fig. 475); zwischen ihnen und der Oberfläche ist ein Diplosom nachgewiesen; ebenso ein innerer Netzapparat. Die oberen Enden der Zellen werden durch Schlußleistengitter verbunden. Man hat zwischen den Zellen auch Interzellularbrücken beschrieben (M. Heidenhain), doch

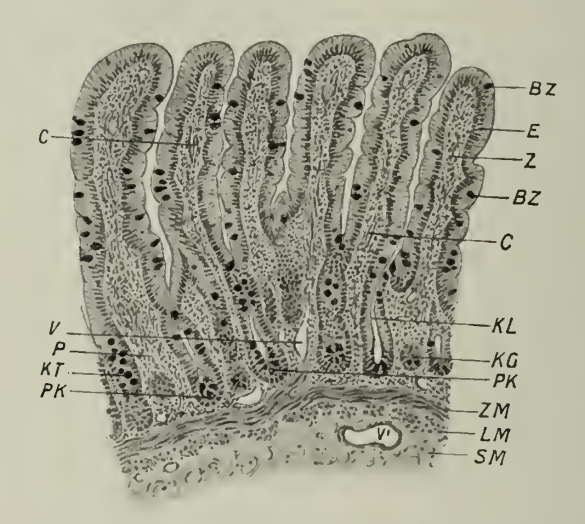


Fig. 474. Aus einem Querschnitt durch die Dünndarmschleimhaut des Menschen. Operativ gewonnen. Alk.-Form. Delaf. E. 6 Zotten und einige Krypten längs getroffen. *BZ* Becherzellen; *C* zentrales Chylusgefäß mit Längsmuskeln; *E* Zottenepithel mit Kutikularsaum; *KG* Grund einer Krypte, angeschnitten; *KL* Lieberkühnsche Krypte, längs; *KT* tangential, mit quergetroffenen Becherzellen; *LM* Längsschicht der Musc. mucosae; *P* Propria, *PK* Panethsche Körnerzellen; *SM* Submucosa; *V* Vene der Propria; *V'* der Submucosa; *Z* Zottenstroma; *ZM* Ringfaserschicht der Musc. mucosae. V. 80.

handelt es sich da wahrscheinlich um Trugbilder. Durch diese Zellzwischenräume können körperliche Elemente (Leukozyten) hindurchtreten. Die Aufnahme des Chymus findet aber nur durch die Zellen selbst statt.

Zwischen diese prismatischen Zellen eingelagert, finden sich bauchige Becherzellen, welche eine schleimige Masse absondern.

Dieses Epithel setzt sich nun unmittelbar auch in die Darmdrüsen (Fig. 476) fort, doch nimmt es dabei an Höhe ab, mißt nur mehr etwa 18—19 μ. Auch der Kutikularsaum wird niedriger, und gegen den Drüsengrund verliert er sich ganz. Ebenso nimmt die Ausbildung der Becherzellen ab, und im Fundus der Krypten fehlen sie in der Regel vollständig.

Dagegen finden sich hier eigentümliche Zellen, welche sowohl von den Becherzellen, als auch von den gewöhnlichen Epithelzellen verschieden sind. Sie enthalten bald gröbere, bald feinere, oxyphile Körner oder Schollen; diese sog. Panethschen Körnerzellen müssen wohl als spezifische Drüsenzellen aufgefaßt werden.

Gelegentlich können sie vereinzelt auch höher als die Becherzellen vorkommen und neben oxyphilen auch basophile Körner enthalten. Man findet sie manchmal auch im Leichendarm wohlerhalten und kann sie als glänzende grobgekörnte Zellen isolieren.

Das Epithel der Drüsenschläuche stellt gleichsam eine Vorstufe des Zottenepithels, einen Regenerationsherd für dieses dar (Bizzozero). Mitotische Zellteilung findet hauptsächlich nur in den zwei oberen Dritteln der Krypten statt, und die neu gebildeten Zellen rücken von hier allmählich empor auf die Zotten, um die Zellverluste, denen diese ausgesetzt sind, zu decken[1]). Auch in den Becherzellen sind Mitosen beobachtet.

Die spärliche Propria zwischen den Krypten und das Zottenstroma stellen eine Art von adenoidem Gewebe dar, ein Netz zarter Bindegewebsbälkchen, dessen Maschenräume von zahlreichen Leukozyten verschiedenster Art (Lymphozyten, polymorph-kernigen Leukozyten, eosinophilen, Mast- und Plasmazellen) erfüllt werden. Die Anzahl der Plasmazellen ist während der Verdauung stark vermehrt.

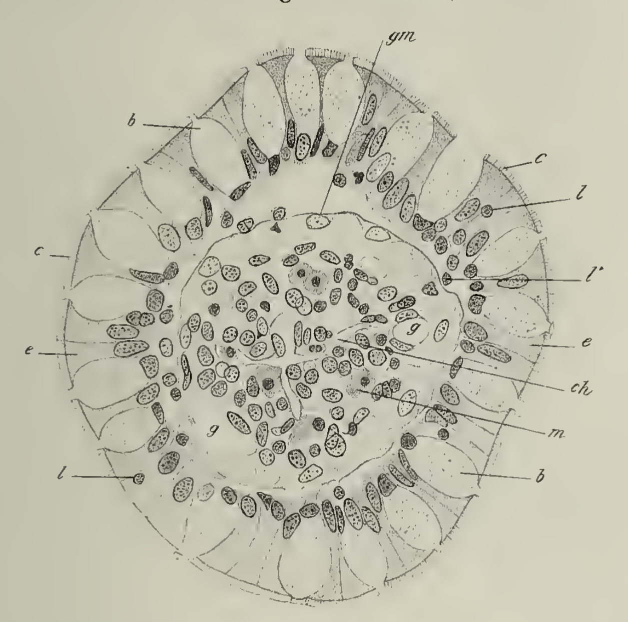


Fig. 475. Querschnitt durch eine Zotte des Dünndarms vom Hingerichteten. Sublimat-Eisessig. Das Zottenstroma teilweise vom Epithel retrahiert. *b* Becherzellen; *c* Cuticularsaum; *ch* zentraler Chylusraum; *e* Epithelzellen; *g* Blutgefäße; *gm* Grenzmembran der Zotte mit anliegenden Kernen; *l* Leukozyten im Epithel, *l'* unter ihm; *m* Plasmazellen. V. 530. (v. E.)

An der Oberfläche verdichtet sich das Zottenstroma zu einem feinen Häutchen, das als geschlossener Saum die Oberfläche überzieht und auch das Blutkapillarnetz enthält. Er wird noch von einem feinsten Grenzhäutchen, in dem von Stelle zu Stelle große, ovale Kerne (Fig. 475) eingestreut sind, von der eigentlichen Zottenmembran überzogen. Sie bedingt an den nackten Zotten, wie man sie an der Leiche in der Regel sieht, die glatte Oberfläche und macht auch die leichte Abhebbarkeit des Epithels verständlich. Nach unten zu setzt sich die Zottenmembran in die Membrana propria der Krypten (Fig. 476) fort.

In der Achse der Zotte verlaufen auch glatte Muskelfasern, welche von der Muscularis mucosae abzweigen und teils an der Spitze bogenförmig anastomosieren. Sie bewirken eine Verkürzung der Zotte, die am fixierten Objekt oft innerhalb des Epithel-

---

1) Isolierte Zottenepithelzellen zeigen häufig einen hakenförmig gekrümmten Fuß, dessen Konkavität in situ gegen die Krypte gerichtet ist, was auf die von dorther statthabende Schiebung zurückzuführen ist. Der Fuß kann sogar zu einem rechtwinkelig umgebogenen Faden von der Länge des Zellkörpers ausgezogen gefunden werden.

überzuges retrahiert erscheint, etwa so, wie man einen Finger aus dem Handschuhfinger zurückzieht. Diese Kontraktilität ist für die Entleerung des zentralen Chylusgefäßes in die tiefer gelegenen Lymphgefäße von Bedeutung.

Die Dünndarmschleimhaut enthält reichliche Einlagerungen von echtem adenoidem Gewebe in Form einzelner (solitärer) und im unteren Teil des Dünndarmes gehäufter Lymphknötchen.

Letztere, die agminierten Follikel oder Payerschen Haufen (Plaques) können elliptische Gruppen von 2—12 cm Länge darstellen, welche mit ihrem längsten Durchmesser in der Längsrichtung des Darmes und stets gegenüber vom Mesenterialausatz liegen. Primär in der Tunica propria auftretend, durchdringen sie, wenn sie größer werden, die Muscularis mucosae und kommen in die Submucosa zu liegen. Sie drängen Krypten und Zotten auseinander und ragen mit ihren gewölbten, von Epithel überzogenen Kuppen frei vor. Sie sowohl, wie die solitären Knötchen enthalten gelegentlich Keimzentren.

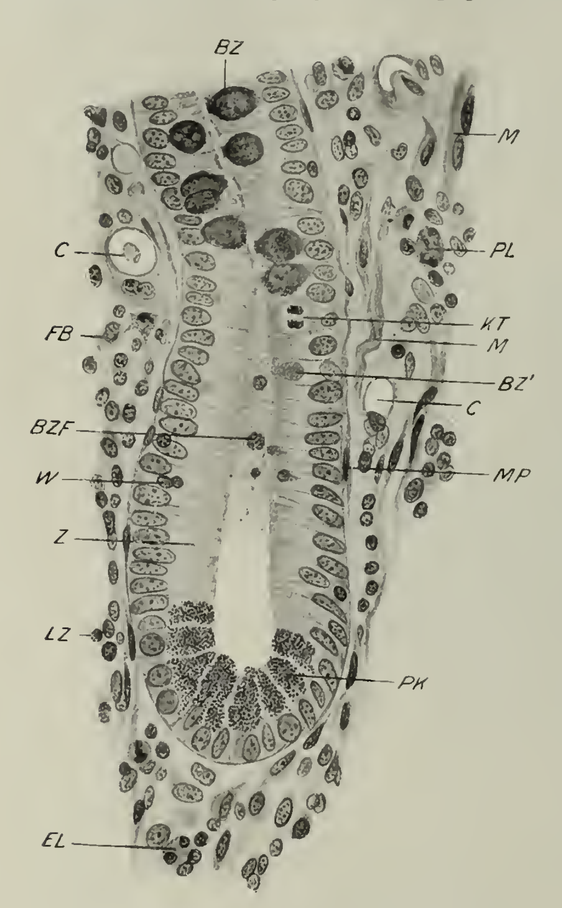


Fig. 476. Eine Lieberkühnsche Krypte mit angrenzendem Schleimhautgewebe aus dem in Fig. 474 abgebildeten Dünndarm am Längsschnitt. *BZ* Becherzellen; *BZ'* eine solche mit erschöpfter oder beginnender Schleimbildung; *BZF* eine Becherzelle quer im flachgetroffenen Epithel; *C* Kapillare; *EL* eosinophiler Leukozyt; *FB* Fibroblast (Retikulumzelle); *KT* Mitose einer Epithelzelle; *LZ* Lymphozyt; *M* glatte Muskelzellen; *MP* Kerne der Membrana propria; *PK* Panethsche Körnerzellen; *PL* polymorphkerniger Leukozyt; *W* Wanderzellen im Epithel; *Z* Drüsenepithelzellen. V. 380.

Am Dickdarm (Fig. 477) sind wesentliche Veränderungen im Bau der Schleimhaut bemerkbar. Die Zotten sind in abnehmender Entwicklung bis an die Valvula coli zu verfolgen und hören hier auf, so daß die Schleimhautoberfläche ein ähnliches Aussehen zeigt, wie die des Magens.

Beim Embryo ist auch der Dickdarm mit zottenartigen Erhebungen versehen (Patzelt, 1882), doch verschwinden diese dadurch, daß sie mit ihren Rändern verschmelzen und durch von der Schleimhaut emporwachsende Scheidewände getrennt werden. Daraus folgt eine beträchtliche Verlängerung der ursprünglich angelegten Drüsen.

Diese größere Länge (0,4—0,6 mm) der gerade gestreckten, wie Eprouvetten nebeneinander gestellten Drüsen, welche die der Dünndarmdrüsen (0,1—0,3) um das Doppelte übertreffen kann, ist ein Hauptunterschied zwischen beiden Darmabschnitten. Aber auch die epitheliale Auskleidung ist verschieden; einmal fehlen im Fundus der Dickdarmdrüsen die Panethschen Körnerzellen, und dann sind sie viel reicher an Becherzellen. Diese können so zahlreich entwickelt sein, daß sie mit den schmalen, protoplasmatischen Zellen abwechseln (vgl. Fig. 89, *1*). Allerdings ist die Zahl der Becherzellen individuellen und funktionellen Schwankungen unterworfen. Das Sekret dieser Drüsen ist daher vorwiegend ein schleimiges, weshalb man sie auch als Darm-

schleimdrüsen in Gegensatz gestellt hat zu den Dünndarmdrüsen, die man als Darmsaftdrüsen bezeichnet hat.

Gegen den Fundus der Drüsen verschwinden allmählich die Becherzellen und machen einem indifferenten Epithel Platz. Ebenso fehlen sie manchmal im Oberflächenepithel. Dieses besitzt einen Kutikularsaum, der aber niedriger als der auf den Dünndarmzotten und wenig tief in die Drüsen hinein zu verfolgen ist.

Die Drüsen besitzen, wie im Dünndarm, eine zellige Membrana propria, die sie von der Propria trennt. In dieser finden sich zahlreiche, verstreute Lymphknötchen, die oft Keimzentren aufweisen. Diese Knötchen sind in die Tiefe der Submucosa versenkt, indem der Teil der Schleimhaut, welcher aus der Verschmelzung der embryonalen Zotten hervorgegangen ist, die Knötchen überdeckt. Dadurch entstehen von

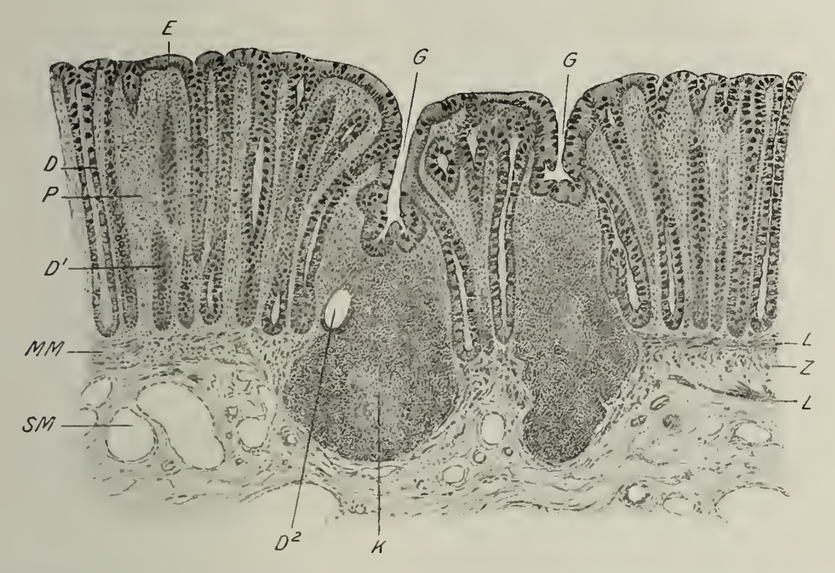


Fig. 477. Aus einem Längsschnitt durch die operativ entfernte Schleimhaut des Rektums. 35jährige Frau. Alkohol-Formalin. *D* längsgetroffene Drüse; D^1 angeschnittene, D^2 in Rückbildung befindliche Drüse im Lymphknötchen; *E* Oberflächenepithel; *G* grübchenförmige Einsenkungen über den Lymphknötchen; *K* Keimzentrum; *L* Längsschichte glatter Muskelfasern; *MM* Muscularis mucosae; *P* Propria; *SM* Submucosa mit weiten Venen; *Z* zirkuläre Muskelfasern. V. 32.

Epithel ausgekleidete Gruben über ihren Kuppen, die man in älterer Zeit für Ausführungsgänge gehalten hat. Diesem Epithel fehlen meist die Becherzellen.

Besonders reich sind die Knötchen im Cäcum und im Wurmfortsatz entwickelt, so daß sie die Drüsen vielfach verdrängen und zu förmlichen Plaques zusammenfließen können.

Hier, wie überall im Bereich dieser solitären oder gehäuften Lymphknötchen, kommt es zu reichlicher Durchwanderung der Leukozyten durchs Epithel, so daß dieses oft zersprengt wird, aber auch zur Zerstörung einzelner Drüsen.

Am Ende des Rektums erfolgt der Übergang der Schleimhaut mit den kürzer gewordenen Drüsen ziemlich plötzlich in geschichtetes Pflasterepithel mit oberflächlichen, platten, aber kernhaltigen Zellen. Die drüsenlose Schleimhaut zeigt hier zahlreiche Längsfalten, die in Gruben und Buchten (Sinus rectales, Lacunae Morgagni) übergehen. Im Bereich des Sphincter ani externus erfolgt der Übergang in die äußere Haut, und hier treten große, apokrine Schweißdrüsen (sog. Circumanaldrüsen) und Talgdrüsen auf.

Die Gefäße und Nerven des Darmes.

Im Dünn- wie im Dickdarm liegen die gröberen Verzweigungen der Blutgefäße in mehreren Schichten übereinander, und zwar in der Serosa, zwischen den beiden Lagen der Muskelhaut, in der Submucosa und am Grunde der Drüsen. Hier zerfallen die Arterien bereits in Kapillaren (Fig. 478), welche die Drüsen umspinnen und um die Mündungen der Dickdarmdrüsen, ähnlich wie im Magen, Ringe bilden. Diese besitzen zwar noch den Bau der Kapillaren, sind aber schon als Venen zu bezeichnen; sie

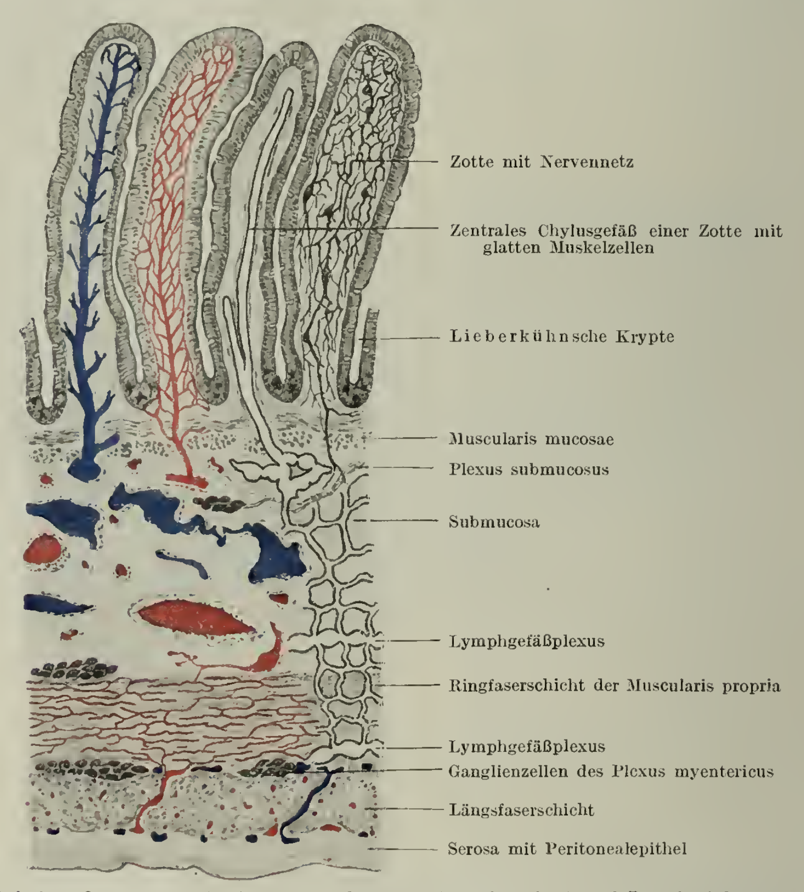


Fig. 478. Teil eines Querschnittes durch den Dünndarm vom Menschen; Blut- und Lymphgefäße, Nerven schematisch; Arterien und Kapillaren rot, Venen blau; das Zottennervennetz nach Ramon y Cajal. V. 80.

sammeln sich zu stärkeren Venen, die abwärts ziehen, um in das Venengeflecht am Grunde der Schleimhaut einzumünden.

Im Dünndarm erhalten die Zotten ebenfalls Arterienästchen, welche sich am Grunde der Zotten in Kapillaren auflösen; diese bilden an der Zottenoberfläche, dicht unter dem Epithel, mit der bindegewebigen Grenzhaut verwachsen, ein engmaschiges Netz, aus dem stärkere, präkapillare Venen hervorgehen. Diese sammeln sich hoch oben zu einem Venenstämmchen, das unter allseitiger Verstärkung in der Achse der Zotte nach unten zieht und in den subglandulären Plexus einmündet.

Die Lymphgefäße beginnen im Dünndarm als in der Achse der Zotten gelegene, nach oben blind geschlossene und sackartig erweiterte Kapillaren (zentrales Chylus-

gefäß, Fig. 474), welche in die Tiefe der Schleimhaut heruntersteigen, sich hier mit Kapillaren aus der Drüsenregion vereinigen und endlich in ein submuköses Netz klappenführender Lymphgefäße einmünden.

Das zentrale Chylusgefäß besitzt nur eine endotheliale Wand, welche aber an ihrer Oberfläche von Zügen glatter Muskelfasern, die aus der Muscularis mucosae aufsteigen, begleitet wird. Diese Muskeln spielen durch ihre Kontraktion bei der Resorption eine große Rolle (Brücke). Sie sind es auch, welche bei der histologischen Fixierung von Darmstücken oft das Zottenstroma aus dem epithelialen Überzug herausziehen.

Die Nerven zeigen der Hauptsache nach ein ähnliches Verhalten wie im Magen. Zwischen der Längs- und Ringfaserlage der Muskelhaut breitet sich der gröbere Plexus myentericus mit seinen stärkeren Ganglienzellenansammlungen in den Knotenpunkten aus. Er versorgt reichlich die Muskulatur und die in ihr gelegenen Gefäße.

Der feinere und engmaschigere Plexus submucosus versorgt außer den Blutgefäßen und der Muscularis mucosae mit reichlichen Geflechten die Duodenaldrüsen und sendet zahlreiche Bündelchen in die Schleimhaut zur Versorgung der Drüsen und Zotten. Im Stroma dieser sind Netze von Nervenzellen nachweisbar (Fig. 478).

Das Pankreas oder die Bauchspeicheldrüse.

Das Pankreas (Fig. 479) ist eine tubulo-alveoläre Drüse, in der die Schlauchbildung deutlicher entwickelt ist, während die vielen seitlichen, halbkugelförmigen Ausbuchtungen, die bei den Mundhöhlendrüsen so deutlich hervortreten, weniger bemerkbar sind.



Fig. 479. Ein kleineres, aber noch in Primärläppchen zerfallendes Läppchen vom Pankreas einer Hingerichteten am Durchschnitt. Sublimat-Kochsalz. *AG* interlobulärer Ausführungsgang; *G* Blutgefäß (Vene); *S* Schaltstücke; *Z* zentrozinäre Zellen. V. 110.

Es zerfällt in größere Lappen, diese in kleinere und immer kleinere Läppchen bis herunter zu den Primärläppchen, in welche die feinsten Enden der Ausführungsgänge übergehen.

Der Ausführungsgang oder die baumartig sich verästelnden Ausführungsgänge [1]) werden von einem zweireihigen, weiterhin einreihigen Zylinderepithel ausgekleidet, in welches hier und da Becherzellen eingeschaltet sind. Aber auch kleinere Anhangsdrüschen von mukösem Charakter liegen in der bindegewebigen Wand der großen Gänge, die nahe ihrer Mündung auch von glatten Muskeln umzogen werden.

1) Das Pankreas entsteht ursprünglich aus einer dorsalen und einer ventralen Anlage, die selbst wieder aus der Verschmelzung zweier Anlagen hervorgegangen ist. Der Gang der letzteren wird in der Regel zum Hauptausführungsgang (Ductus Wirsungi); doch bleibt unter Umständen auch jener der dorsalen Anlage (D. Santorini) als selbständiger Ausführungsgang erhalten.

In den feineren Verästelungen wird das Epithel immer niedriger bis kubisch; die interlobulären Gänge treten in die Läppchen ein, ohne Speichelröhren zu bilden, sondern gehen schließlich in ganz dünne, lange, sich wiederholt teilende Schaltstücke über, die von ganz platten, fast endothelartigen Zellen begrenzt werden. Diese treten in die Primärläppchen, die sezernierenden Endabschnitte so über, daß sich ihre flachen Zellen eine Strecke weit auf die Oberfläche der Drüsenzellen fortsetzen und so die zentroazinären Zellen von Langerhans darstellen (vgl. Fig. 98).

Die Endstücke selbst stellen verästelte und vielfach gewundene Schläuche dar, welche daher durchaus nicht in ihrer ganzen Ausdehnung zentroazinäre Zellen besitzen.

Die am reinen Querschnitt pyramidenförmigen Drüsenzellen zeigen im frischen und geladenen Zustand eine körnige Innen- und eine fast homogene Außenzone (S. 93).



Fig. 480. Eine Langerhanssche Insel aus dem Pankreas einer Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. *C* Erweiterte Kapillaren der Insel; *M* Begrenzungsmembran; *P* exokrine Drüsenschläuche; *St* netzförmig anastomosierende, kernreichere und etwas hellere Drüsenbalken der Insel; *Ü* Zusammenhänge mit der exokrinen Drüse. V. 160.

Im Hungerzustand nimmt die erstere durch Vermehrung der Zymogenkörnchen an Ausdehnung auf Kosten der Außenzone zu. Umgekehrt kann die körnige Innenzone während der Verdauung ganz verschwinden.

Die Außenzone zeigt, besonders nach Behandlung mit chromsaurem Ammoniak, eine radiäre Streifung, die aber nicht sehr ausgesprochen ist.

Der rundliche Kern liegt im körnchenfreien Teil und rückt mit steigender Ansammlung von Vorsekret immer mehr an die Peripherie der Zelle. Er besitzt ein deutliches Kernkörperchen und angelagert ein als Nebenkern (M. Nussbaum) bezeichnetes Gebilde.

Dieses fehlt in der geladenen Drüsenzelle und tritt erst während der Sekretion deutlich, oft als halbmondförmig die basale Oberfläche des Kernes umfassendes, stärker färbbares Gebilde hervor. Über Herkunft und Bedeutung dieses Juxtanuclearkörpers ist man noch im unklaren.

Außerdem sind in den Zellen Plastosomen nachgewiesen, ein innerer Netzapparat und ein Trophospongium beschrieben worden.

Zwischen die Zellen gehen Sekretkapillaren in ausgezeichneter Weise hinein. Sie waren die ersten derartigen Bildungen, welche durch Injektion vom Ausführungsgange aus dargestellt worden sind (Langerhans, 1869); sie reichen nicht bis an die Membrana propria. Eine solche umgibt die Alveolen, und innen liegen ihr Korbzellen auf, wie bei den Speicheldrüsen.

Das Pankreas enthält noch einen endokrinen Drüsenanteil, in Form der von Langerhans entdeckten intertubulären Zellhaufen (Fig. 480), die bereits besprochen wurden (S. 322).

Das Sekret des Pankreas, dessen Absonderung durch die Magen-Salzsäure angeregt wird, enthält ganz spezifische Fermente, welche teils proteolytischer, teils amylolytischer, teils fettspaltender Natur sind.

Das Bindegewebe, die Gefäße und Nerven des Pankreas verhalten sich ähnlich wie in den Mundspeicheldrüsen.

Die Leber.

Die Leber ist eine Drüse, welche jedoch ganz abweichende Verhältnisse von denen der tubulo-alveolären Drüsen zeigt, so daß ihr Verständnis lange Zeit große Schwierigkeiten gemacht hat. Dieses kann nur gewonnen werden, wenn man sich zunächst die ganz eigentümliche Verteilung der Blutgefäße klar macht. Die Leber besitzt ein Blutgefäßsystem, das gänzlich abweicht von dem anderer drüsiger Organe. Sie



Fig. 481. Schema der Leber: tiefblau die Verästelung der Vena hepatica mit den aufsitzenden Leberläppchen (grau); diese sind der Deutlichkeit wegen weit und vollkommen voneinander getrennt dargestellt. Doch sollen sie mit ihren verschmolzenen Basen die Verästelungen der Vena hepatica ganz einschließen. Hellblau die Verästelung der Vena portae; rot die Art. hepatica; schwarz das Gallengangnetz und die Gallenkapillaren. Das Zwischengewebe farblos. Bei *i* eine innere Pfortaderwurzel; *L* quer getroffenes Leberläppchen nahe der Basis; *L'* nahe dem Ende. *IL* Vena interlobularis; *SL* V. sublobularis; *Z* V. centralis.

erhält als Hauptgefäß eine große, nach Art einer Arterie sich verzweigende Vene, die V. portae oder Pfortader (Fig. 481), welche das Blut aus allen unpaaren Eingeweiden (dem Magen, Darm, Pankreas und der Milz) sammelt, in der Leber in unzählige, kleine Kapillarbezirke zerfällt, aus denen wieder Venenstämme, die Lebervenen, hervorgehen. Außerdem erhält sie eine Arterie, die A. hepatica, die nicht mit der V. hepatica verläuft, sondern sich mit den gröberen Ästen der Pfortader verzweigt, in reichliche Ästchen auflöst, welche die netzförmig anastomosierenden Ausführungsgänge der Leber, die Gallengänge, umspinnen und sich schließlich in Kapillaren auflöst.

Diese gehen größtenteils in Venen über, bevor sie in Pfortaderäste einmünden, so daß direkt kein arterielles Blut in die Kapillarbezirke der Pfortader gelangt. Ein Teil jedoch mündet an der Oberfläche der Kapillarbezirke direkt in diese ein, ohne vorher venös geworden zu sein, und das sind die sog. inneren Pfortaderwurzeln.

Man spricht auch bei der Leber von einem Läppchenbau, doch ist dieser ganz anders zu verstehen, als bei den übrigen großen Drüsen. Während bei diesen das Drüsenparenchym durch gröbere Scheidewände in große, diese durch feinere Septen in immer kleinere bis herunter zu den primären Läppchen geteilt wird, welche das zu einem feinsten Ausführungsgang (Schaltstück) gehörige, sezernierende Endgangsystem enthalten, zerfällt die Leber in lauter prismatische Einheiten von annähernd gleicher Größe, welche an der Oberfläche oder Schnittfläche eine mit freiem Auge wahrnehmbare Felderung von polygonaler Gestalt bedingen.

Diese polygonalen Felder sind also die optischen oder wirklichen Durchschnitte der polyedrisch-prismatischen Einheiten, und diese hat man als Leberläppchen oder Leberinselchen bezeichnet.

Bei einigen Tieren, beim Schwein, Eisbären und beim Kamel, sind diese Läppchen allseitig von Bindegewebe umgeben und dadurch scharf voneinander getrennt.

Dieses Bindegewebe ist eine unmittelbare Fortsetzung der die Leberoberfläche bedeckenden Bindegewebskapsel (Capsula Glissoni), welche noch von einem dünnen, serösen Überzug des Bauchfells bedeckt wird.

An der Eintrittsstelle der Pfortader, der sog. Leberpforte, an welcher auch die Leberarterie, der Gallengang, die Lymphgefäße und Nerven eindringen oder austreten und sich mit der Pfortader verzweigen, ist dieses Bindegewebe noch sehr reichlich. Mit dem Feinerwerden der Verästelungen wird auch das Bindegewebe zarter.

Beim Menschen ist es meist nur an den aneinander stoßenden Kanten der Läppchen stärker

Fig. 482. Von einem Vertikalschnitt durch die Leber (halbschematisch). Die Leberzellen nicht dargestellt, die Gefäße besonders dunkel hervorgehoben. *a* Arterien; *g* Gallengänge mit Blutkapillaren; *ip* innere Pfortaderwurzel; *vc* Zentralvenen; *vp* Pfortaderäste; *vs* Sublobularvene. Das Läppchen links im medianen Längsschnitte, jene rechts oben im Querschnitte, das darunter liegende tangential angeschnitten. Die drei nur zum Teil dargestellten Läppchen rechts untereinander zusammenhängend. V. 50. (v. E.)

entwickelt und fehlt an den Flächen vielfach ganz, so daß die Läppchen ohne scharfe Grenze ineinander übergehen oder zusammenfließen (Fig. 482); doch kommen stellenweise auch beim Menschen scharf begrenzte Läppchen vor. Diese besitzen beiläufig eine Länge von 1,5—2 mm und eine Breite von 1 mm und sitzen mit ihrer ebenen Basis den Verzweigungen der Lebervene, diese allseitig umschließend, auf, wie Blätter ohne Stiele den Ästen eines Baumes (Schema Fig. 481).

In diesen Baum der Lebervene ist nun gleichsam die verzweigte Krone eines zweiten Baumes hineingesteckt, und zwar so, daß seine Verästelungen zwischen die Leberläppchen eindringen, diese an ihren Oberflächen berühren. Dieser zweite Baum ist die Verästelung der Pfortader mit den begleitenden Röhrensystemen der Leberarterie, der Lymphgefäße und der Gallengänge. Wir finden daher an Durchschnitten zwischen den Läppchen stets die Durchschnitte der Pfortader als Venae interlobulares, der epithelialen Gallengänge und der diese umspinnenden Arterien (Fig. 482).

In das Innere der Läppchen senden die Pfortaderäste vorwiegend radiär ihre Kapillaren, die aber netzartig anastomosieren und sich in der Achse des Läppchens zu einer Vene, der V. centralis oder intralobularis, sammeln, welche dann zu mehreren in ein größeres Ästchen der Lebervene, in die sog. Vena sublobularis einmünden. Die Venae sublobulares vereinigen sich zu den V. hepaticae, welche schließlich in die V. cava inf. einmünden. Diese beiden Venensysteme bilden gleichsam das Skelett der ganzen Leber.

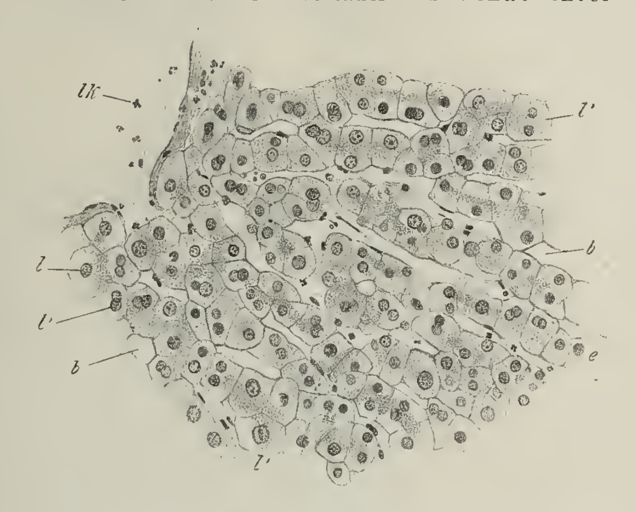


Fig. 483. Querschnitt durch den zentralen Teil eines Leberläppchens vom Hingerichteten. Alkohol. H. E. *b* Blutkapillaren; *l* Leberzellen zum Teil auffallend groß mit zwei Kernen (*l'*) und mit Kernen in verschiedenen Stadien der direkten Teilung; *lk* Leukozyten in der Zentralvene. V. 200. (v. E.)

Die Lücken, welche die radiären, anastomosierenden Gefäße der Kapillarbezirke frei lassen, werden der Hauptsache nach von den spezifischen Drüsenzellen der Leber eingenommen, so daß sie die Hauptmasse der Leberläppchen bilden.

Entsprechend der Verzweigung der Kapillaren sind sie zu netzförmig anastomosierenden, an Schnitten radiär auf die Zentralvene zulaufenden Balken, den Leberzellsträngen (Fig. 483), angeordnet.

Die Leberzellen sind 13—35 μ große, polyedrische Zellen (Fig. 484), welche sich schon an der frischen Leber leicht isolieren und einen, oft auch zwei kugelrunde Kerne mit deutlicher Kernmembran und mit Kernkörperchen erkennen lassen.

Das zarte Kerngerüst wird erst an den fixierten Zellen deutlich sichtbar. Das Protoplasma wird von zahlreichen, außerordentlich feinen Körnchen durchsetzt, welche beim Zerreißen der frischen Zelle frei werden und dann Molekularbewegung zeigen. Die Oberfläche der Zelle ist zu einem festeren Exoplasma verdichtet, welches das weichere Endoplasma abgrenzt und oft wie eine Membran erscheint. Das Endoplasma kann noch mannigfache Stoffwechselprodukte einschließen. Zunächst findet man in der Leber gut genährter, sofort nach der Tötung untersuchter Tiere Schollen oder Tropfen einer glänzenden Substanz, die in der Leiche rasch verschwindet, im wässe-

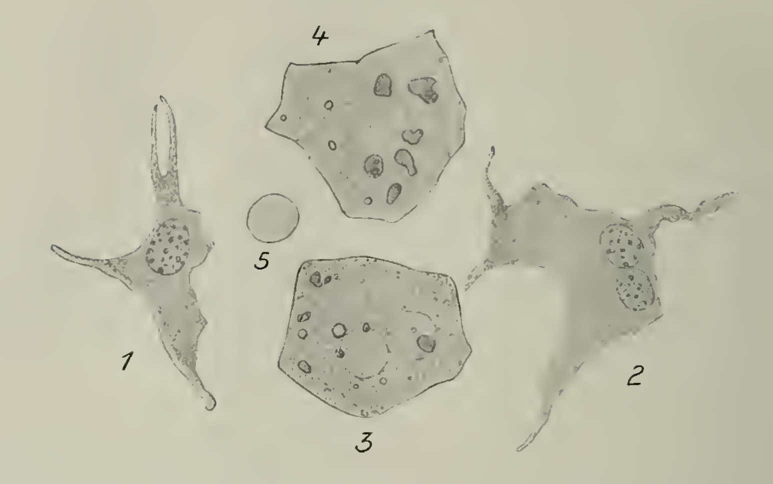


Fig. 484. Aus einer in $^{3}/_{4}\%$ NaCl-Lösung frisch zerzupften menschlichen Leber. *1* einkernige, *2* zweikernige Kupffersche Sternzelle; *3* zwei-, *4* einkernige Leberzelle mit Pigmentschollen (dunkel) und Fettröpfchen; *5* rotes Blutkörperchen. V. 740.

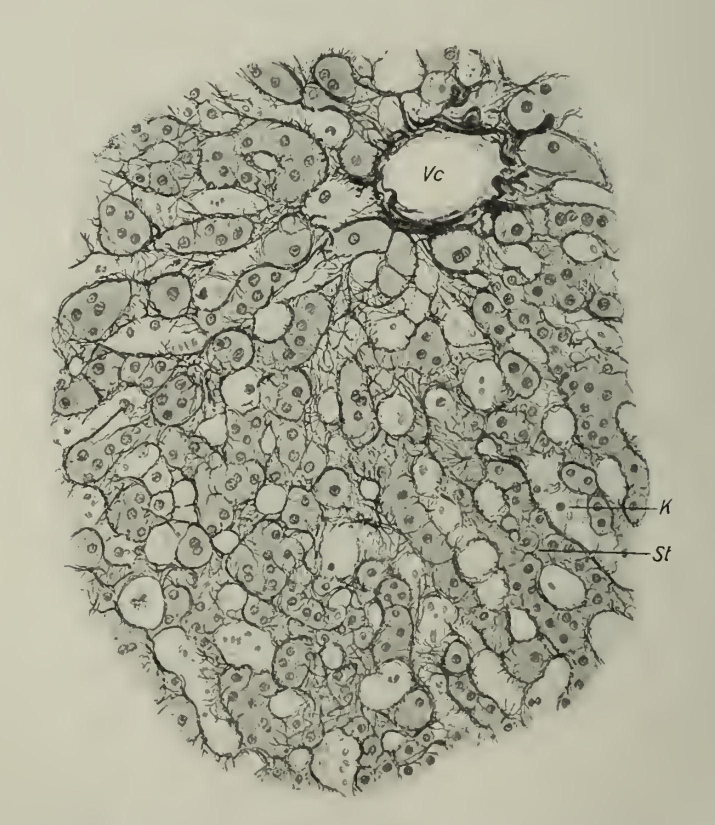


Fig. 485. Bindegewebsgerüst (Gitterfasern) in einem Teile eines quergetroffenen Leberläppchens vom Menschen Methode von Bielschowsky; *K* Blutkapillaren; *St* Leberzellstränge; *Vc* Zentralvene, quer. V. 160. (Präparat von Prof. Maresch.)

rigen Flüssigkeiten sich löst, durch absoluten Alkohol fixiert und mit Jod-Jodkaliumlösung intensiv gebräunt wird. Dies ist das Glykogen; an seiner Stelle kommen in der fixierten Zelle größere und kleinere Vakuolen zur Beobachtung, welche das körnige Protoplasma auf netzartig anastomosierende Stränge verdrängen können.

Außerdem kommen noch Fettröpfchen vor (Fig. 484), welche in pathologischen Fällen zu großen, die ganze Zelle einnehmenden und das Protoplasma auf einen schmalen Saum verdrängenden Tropfen zusammenfließen können; endlich noch Pigment, in Form unregelmäßiger Körner, die im durchfallenden Lichte gelblich bis bräunlich erscheinen und Umwandlungsprodukte von Gallenfarbstoffen darstellen.

Zwischen den Leberzellen und den Blutkapillaren, welche zum Teil in rinnenförmigen Aushöhlungen der ersteren verlaufen, findet sich nur ein spärliches Bindegewebe in Form von Gitterfasern (Fig. 485), welche einerseits mit dem interlobulären Bindegewebe zusammenhängen, andererseits um die Zentralvenen sich zu stärkeren Begrenzungsschichten verdichten.

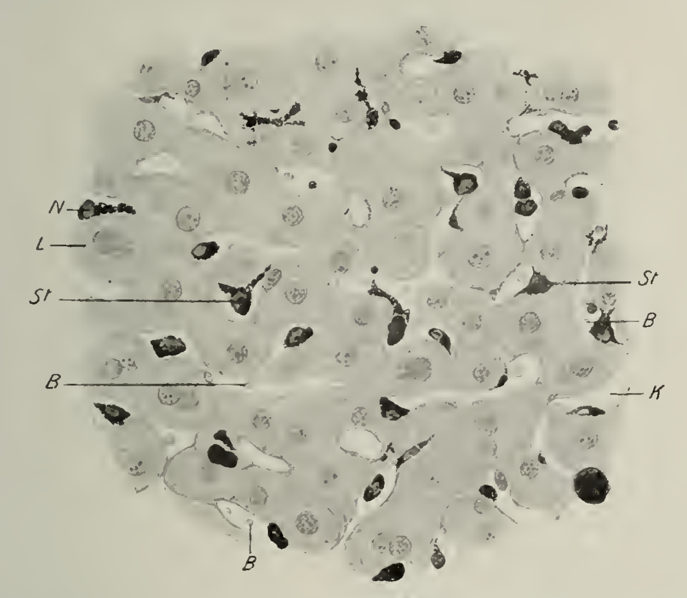


Fig. 486. Aus einem Gefrierschnitt durch die Leber einer Maus, der durch längere Zeit Pyrrolblau injiziert worden war. Nachfärbung mit Alaunkarmin. Die Kupfferschen Sternzellen (*St*) mit blauen Farbstoffkörnchen erfüllt (hier schwarz gehalten). *B* Blutkörperchen in den Kapillaren *K*. *L* Leberzellen (meist zweikernig); *N* Kern einer Sternzelle. V. 380. (Präp. von B. v. Frisch.)

Sie lassen sich durch die Bindegewebsfärbung nach Mallory, schärfer noch durch Silberimprägnationen hervorheben.

Die Kapillaren der Läppchen sind ziemlich weit (9—12 μ) und dadurch ausgezeichnet, daß sie kein geschlossenes Endothel besitzen und bei Versilberung keine Endothelzeichnung zeigen. Von Stelle zu Stelle liegt ihrem Grenzhäutchen eine ästige Zelle an, die in das Lumen vorragt, manchmal zwei Kerne und einen an Goldpräparaten, an denen diese Sternzellen (v. Kupffer) am besten hervortreten[1]), grob gekörnten, oft in mehrere Fortsätze auslaufenden Zelleib besitzen. Sie sind amöboider Formveränderungen fähig und ausgesprochen phagozytäre Elemente, indem sie oft zerfallende Blutkörperchen oder Fettröpfchen, aber auch künstlich in die Blutbahn gebrachte körnige Farbstoffe aufnehmen oder gelöste in körniger Form ausscheiden (Fig. 486).

1) Auch am frischen Isolationspräparat sieht man sie gut (Fig. 484).

Die Leberzellen stehen in viel reichlicherer Berührung mit den Blutkapillaren, als irgendwelche andere Drüsenzellen; auch fehlt eine Membrana propria zwischen sezernierenden Zellen und Blutkapillaren. An ihrer Stelle finden sich nur Gitterfasern, die direkt den Kapillarwänden anliegen und den Stoffaustausch zwischen Zelle und Blut kaum behindern.

Am ehesten erinnern diese Verhältnisse an die mancher endokriner Drüsen, und in der Tat ist auch die Funktion der Leber teilweise in Analogie zu setzen mit jener von endokrinen Drüsen.

Das Lebervenenblut ist während der Muskelarbeit in der Regel reicher an Zucker als das zugeführte Pfortaderblut. Bei Vögeln entsteht in der Leber Harnsäure. Es können Stoffe in die Kapillaren übergehen, was bei Anwesenheit einer Membrana propria wohl erschwert wäre.

Ihre Hauptaufgabe ist aber doch die der Gallenbereitung auf dem Wege der exokrinen Absonderung; daher finden wir, zum Unterschied von anderen endokrinen Drüsen ein, allerdings wieder höchst eigentümliches Ausführungsgangsystem entwickelt.

In den Leberläppchen finden sich zwischen den Leberzellen feine Röhrchen (Fig. 487), in welche die Galle ergossen wird. Sie werden nur vom Ektoplasma der Leberzellen begrenzt und bilden nicht, wie die Sekretgänge anderer Drüsen, baumartige Verästelungen, sondern überall anastomosierende Maschen — ähnlich wie die Blutkapillaren —, welche eine einzige Leberzelle umschließen. Man nennt sie daher Gallenkapillaren. Sie stellen ein interzelluläres, durch das ganze Läppchen netzartig zusammenhängendes Gangsystem dar, welches so durch das Netz der Blutkapillaren durchgesteckt ist, daß sich beide Netze nirgends berühren (Fig. 488).



Fig. 487. Gallenkapillaren vom Kaninchen nach der Golgischen Methode imprägniert. Sektor eines Läppchenquerschnittes dargestellt. *G* Grenze zweier Läppchen; *St* radiäre Leberzellstränge um die Zentralvene (*Vc*). V. 160.

Das wird dadurch erreicht, daß zwischen beide die mit vielen Flächen versehenen Leberzellen eingeschaltet sind und die Gallenkapillaren nur zwischen jenen Flächen verlaufen, welche nicht von Blutkapillaren berührt werden. Beim Kaninchen sind es nur zwei ebene Flächen, welche eine Sekretkapillare begrenzen, beim Menschen können mehrere Zellen an der Begrenzung teilnehmen.

Obwohl die Gallenkapillaren keine eigene Wandung besitzen, sondern unmittelbar von den Leberzellen begrenzt werden, kann man sie doch auf kurze Strecken isolieren. Das Ektoplasma verdichtet sich zu einer kutikularen Lage, die ähnlich, etwa wie der Kutikularsaum des Darmzottenepithels, über mehrere Zellen hinweg zusammenhängend isoliert werden kann.

Sowohl an künstlich injizierten Gallenkapillaren, als auch an nach Golgi imprägnierten, hat man den Eindruck, als wenn lange nicht alle Maschen geschlossen wären, vielmehr auch viele blinde Enden vorkämen, die manchmal aus einer Sekret-

vakuole innerhalb einer Zelle zu entspringen scheinen. An Golgi-Präparaten (Fig. 487) erscheinen oft die Gänge der Gallenkapillaren wie mit kurzen Dornen besetzt. Wenn auch ein solcher intrazellulärer Ursprung eines Teiles der vorwiegend interzellulär verlaufenden Sekretkapillaren nicht mit Sicherheit erwiesen werden kann, ist er doch wahrscheinlich.

An der Oberfläche der Läppchen fließen die Gallenkapillaren zu feinen, von ganz kleinen und niedrigen Zellen begrenzten Gängen zusammen; diese gehen im interlobulären Bindegewebe in weitere, mit kubischem Epithel ausgekleidete Gallengänge über, welche aber auch noch unter sich reichlich netzförmig zusammenhängen und die Gallengangnetze bilden.

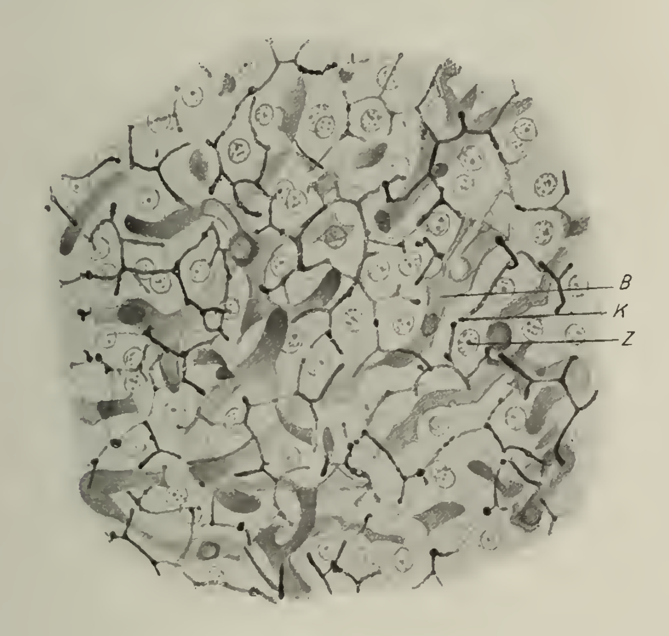


Fig. 488. Aus einer doppelt injizierten Kaninchenleber. Die Blutgefäße *B* rot, die Gallenkapillaren *K* blau. Zwischen beiden durcheinandergesteckten, aber sich ausweichenden Netzen die Leberzellen *Z*. V. 380.

Die größeren Gallengänge erhalten eine eigene Wandung aus konzentrisch geschichtetem Bindegewebe und werden von einem, immer mehr an Höhe zunehmenden Zylinderepithel ausgekleidet, das einer Membrana propria aufsitzt.

Aus den plexusartigen weiten Gallengängen sammeln sich endlich die großen Hauptausführungsgänge, in deren Wandung auch noch zirkuläre, glatte Muskeln auftreten.

Im Ductus hepaticus und choledochus (Fig. 489) findet sich ein auffallend (bis zu 50 μ) hohes Zylinderepithel, das sekretorischer Natur zu sein scheint. Die oberflächlichste Schichte der Zellen zeigt ein dichteres Protoplasma, so daß man von einem Kutikularsaum gesprochen hat (R. Virchow). Es handelt sich aber nur um eine oberflächliche, dichtere und streifige Anordnung der basophilen Körner, welche im Inneren der Zellen vorkommen. Da der Schleim der Galle von den eigentlichen Muzinen verschieden, wahrscheinlich ein phosphorreiches Nucleoalbumin ist, dürfte die Basophilie darauf zurückzuführen sein.

Die großen Ausführungsgänge besitzen auch noch seitliche, drüsenförmige Anhänge, die sog. Gallengangdrüsen. Gewundene, verästelte Schläuche, die durch viel Binde-

gewebe voneinander getrennt sind und vom Oberflächenepithel ausgekleidet werden, das in den blinden Enden immer niedriger wird, auch heller und kaum mehr basophil erscheint.

Sie sind am reichlichsten im Ductus hepaticus nahe seiner Mündung.

In der Gallenblase (Fig. 490), welche eine muskulöse Wandung und eine, in zahlreichen, blätterartigen, vielfach sich durchkreuzenden Falten sich erhebende Schleimhaut besitzt, die von dem gleichen, nur noch höheren Oberflächenepithel bedeckt wird, wie der Ductus hepaticus, fehlen die Drüsen größtenteils; nur am Halse scheinen regelmäßig welche vorzukommen. Hier kann man die von Zylinderepithel ausgeklei-

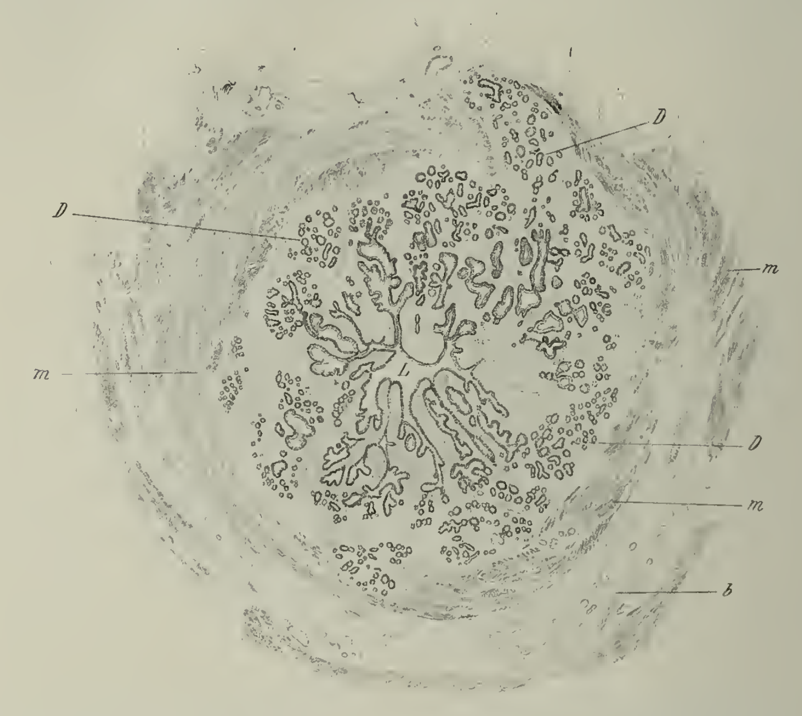


Fig. 489. Querschnitt des Ductus choledochus nahe am Diverticulum Vateri. Zenkers Flüssigkeit. *D* Gallengangdrüsen; *L* Lichtung des von Epithel (dunkel) bedeckten Ganges, in welche falten- und zottenartige Erhebungen hineinragen; *b* lockeres Bindegewebe mit Blutgefäßen und Fettzellen; *m* glatte, größtenteils ringförmige Muskelzüge. V. 16. (v. E.)

deten Gänge in solche übergehen sehen, welche ein becherzellenartiges Drüsenepithel besitzen, das teils eine basophile, teils eine oxyphile Körnung erkennen läßt.

Nach der Vereinigung mit dem Ductus pancreaticus zeigt das Epithel (im Diverticulum duodenale) auch Einlagerungen von Becherzellen, die manchmal zwischen den Zylinderzellen emporgeschoben, wie in Ausstoßung begriffen, gefunden werden.

Die Vasa aberrantia hepatis sind Gallengangnetze mit reichlichen drüsigen Anhängen, die ohne Zusammenhang mit Leberparenchym verlaufen. Sie finden sich namentlich am linken Leberlappen in der Nähe des Lig. triangulare oder in der Leberpforte, unmittelbar unter der Leberkapsel. Sie sind Reste zurückgebildeten Leberparenchyms (Toldt und Zuckerkandl). Beim Embryo ist die Leber blutbildendes Organ und verhältnismäßig viel größer als beim Erwachsenen. Besonders der linke Lappen ist stärker entwickelt. Wenn sich später das Parenchym zurückbildet, bleiben die Ausführungsgänge erhalten.

Die Lymphgefäße der Leber sind oberflächliche Netze in der Kapsel und tiefe, welche im interlobulären Gewebe beginnen. In das Innere der Läppchen selbst

sind sie nicht zu verfolgen; doch können sie von dem die Kapillaren umgebenden Spaltenwerk der Gitterfasern aus gefüllt werden, so daß man diesem den Charakter von Lymphspalten zugeschrieben hat.

Bei Unterbindung des Ductus choledochus geht die Galle zunächst in die Lymphgefäße über. Bei Injektion der Gallenkapillaren extravasiert die Masse leicht in diese zirkumvaskulären Spalten, allerdings auch eben so leicht in die Blutkapillaren.

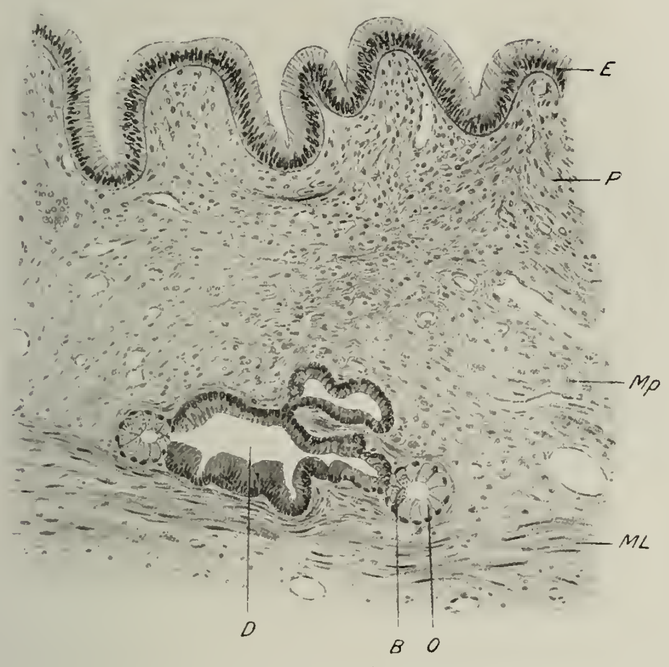


Fig. 490. Durchschnitt durch die Wand einer exstirpierten Gallenblase vom Menschen. Absol. Alkohol. *B* Basophil gekörnte Drüsenzellen; *D* Drüse; *E* Oberflächenepithel; *ML* längs-, *Mp* quergetroffene glatte Muskelfasern; *O* oxyphil gekörnte Drüsenzellen; *P* Propria. V. 110.

Die Nerven der Leber sind reichlich und größtenteils sympathischer Natur. Sie bilden Geflechte mit spärlichen, eingestreuten Ganglienzellen für die Blutgefäße im interlobulären Bindegewebe. Von ihnen gehen noch feinste Fäden in die Läppchen, um hier als eigentliche Drüsennerven zu enden.

Zwischen den Muskellagen der großen Ausführungsgänge finden sich ebenfalls Plexus mit Ganglienzellen in den Knotenpunkten.

Der Atmungs- oder Respirationstrakt.

Der Beginn des Respirationstraktes, das Vestibulum nasi, wird noch von der äußeren Haut mit allen ihren Schichten ausgekleidet. Die Haare, welche sich hier finden, die sog. Vibrissae, besitzen große Talgdrüsen. Im hinteren Teil des Vestibulum geht die Epidermis über in geschichtetes Pflasterepithel, an dessen Stelle bald — in der Linie der Apertura pyriformis — unter Vermittlung eines geschichteten Zylinderepithels das charakteristische mehrreihige, flimmernde Zylinderepithel des Respirationstraktes tritt, das — mit Unterbrechungen — bis in die feineren Verästelungen der Bronchien reicht.

Dieses sitzt stets einer papillenlosen Schleimhaut auf, doch kann es vielfache Buchten bilden. Es ist reich an Becherzellen und sitzt einer homogenen Basalmembran (Bowmansche Membran) auf, welche mit dem Bindegewebe der Schleimhaut so fest zusammenhängt, daß sie nicht isoliert werden kann. Stellenweise wird sie von feinen Öffnungen durchbohrt.

Die Propria besteht aus einem Geflechte von Bindegewebsbündeln mit zahlreichen elastischen Fasern und ist von zahlreichen Rundzellen durchsetzt; stellenweise finden sich auch kleinere und größere Anhäufungen von lymphoidem Gewebe.

In der Tiefe sind tubulo-alveoläre Drüschen von gemischtem Charakter eingelagert; verästelte und gewundene Schläuche, die teils von Schleimzellen ausgekleidet werden und seitliche oder endständige Randzellenkomplexe (Halbmonde) von

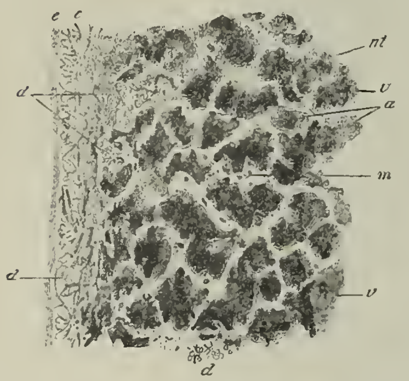


Fig. 491. Frontaler Längsschnitt durch den Rand der unteren Nasenmuschel. Injektionspräparat von Prof. E. Zuckerkandl. *a* Arterien; *c* Kapillaren der Schleimhaut; *d* Schleimdrüsen; *e* Flimmerepithel; *m* ringförmige, *m'* längsverlaufende glatte Muskelbündel um die Venen; *v* kavernöse Venenräume. V. 14. (v. E.)

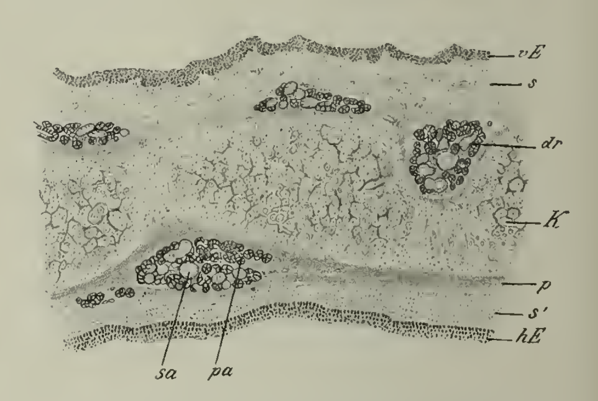


Fig. 492. Querschnitt durch den mittleren Teil des Kehldeckels von einem 22jähr. Manne. *vE* geschichtetes Pflasterepithel der lingualen, *hE* der laryngealen Fläche; *K* elastischer Knorpel; *p* dessen Perichondrium; *s* papillentragende Schleimhaut der lingualen, *s'* papillenfreie der laryngealen Fläche; *dr* Drüse; *sa* Schleim-, *pa* seröse Alveolen. V. 27. (v. E.)

serösem Charakter besitzen oder in seröse Schlauchabschnitte übergehen; teils bestehen sie aus rein serösen Schläuchen, die ganze Läppchen bilden.

Diese Drüsen können unter Umständen (Katarrh) ein sehr reichliches seröses Sekret liefern.

Die Schleimhaut ist auch besonders reich an Blutgefäßen.

In der unteren Nasenmuschel (Fig. 491) bilden weite Venen mit muskulöser Wandung dichte Plexus, so daß an Durchschnitten Bilder entstehen, die an kavernöses oder Schwellgewebe erinnern; doch gehören die Muskeln ausschließlich den Venenwandungen an. Durch die wechselnden Füllungszustände kann die Dicke der Schleimhaut im Leben sehr schwanken. Im hinteren Teil der Nasenhöhle wird das adenoide Gewebe sehr reichlich, besonders um die Tubenmündungen (Tubentonsille).

Am Übergang der Nasen- in die Rachenhöhle mischen sich die Charaktere der Schleimhaut, wie schon erörtert wurde (S. 373).

Am Kehlkopfeingang ändern sich wieder die Epithelverhältnisse. An der Vorderfläche und an den Seitenrändern des Kehldeckels (Fig. 492) überzieht ein geschichtetes Pflasterepithel eine papillentragende Schleimhaut. Das Epithel setzt sich, niedriger werdend, auch auf die hintere, laryngeale Fläche der Epiglottis fort, doch sitzt es hier einer größtenteils papillenfreien Schleimhaut auf und enthält verstreute Geschmacksknospen.

Solche kommen auch an den ary-epiglottischen Falten, die ebenfalls geschichtetes Pflasterepithel tragen, bis an die Ansätze der Stimmbänder vor; über ihre Bedeutung siehe S. 369.

An der Basis der Epiglottis geht dieses Epithel durch Vermittlung eines geschichteten Zylinderepithels wieder in das mehrreihige Flimmerepithel über. Doch finden sich auch noch im Kehlkopf ausgezeichnete Stellen, die Pflasterepithel tragen; so das wahre Stimmband (Fig. 493), an dem das Epithel auch wieder Papillen überkleidet und, allerdings nur gelegentlich, das falsche Stimmband.

Allenthalben ist die Schleimhaut reich an gemischten Drüsen.

In der Epiglottis finden sie sich vorn und hinten; besonders liegen größere Drüsenkörper der vorderen Fläche der vielfach durchlöcherten, elastischen Knorpelplatte an, durchbohren dann die Knorpelplatte und münden auf der hinteren Fläche aus.

Die Tunica propria ist ein Bindegewebe mit zahlreichen elastischen Fasern ohne deutliche Sonderung von Mucosa und Submucosa. Es geht unmittelbar in das Perichondrium des elastischen Knorpels über.

Besonders reichlich sind die Drüsen in der stark durchlöcherten Basis der Epiglottis und im Ventriculus laryngis (Morgagni), um sich gegen das wahre Stimmband zu verlieren. Auch adenoides Gewebe ist in der Kehlkopftasche individuell wechselnd und inkonstant angehäuft, oft so reichlich, daß man von einer Larynxtonsille spricht (S. 305).

Die Schleimhaut des Kehlkopfes zeigt ebenfalls keine scharfe Sonderung zwischen Mucosa und Submucosa. Sie ist sehr reich an elastischen Fasern und erhebt sich im wahren Stimmband in niederen Papillen, welche von einem geschichteten Pflasterepithel bedeckt werden. Besonders reichliche elastische Fasern besitzt das drüsenfreie Ligamentum vocale, in dem sie in der Richtung des Bandes verlaufen, bis ans Epithel heranreichen und den Conus elasticus bilden. Im Bereiche der Stimmfalten sind auch quergestreifte Muskelfasern (V. vocalis) eingelagert.

Fig. 493. Frontalschnitt durch die Mitte der Glottis eines 9jähr. Knaben. H. E. *K* Schildknorpel; *P* dessen Perichondrium; *SM* Ventriculus laryngis Morgagni; *St* Stimmband; *T* Taschenband; *dr* gemischte Schleimdrüsen; *a* Ausführungsgang einer solchen; *ad* adenoides Gewebe; *ce* Flimmerepithel (hell); *m* Musc. vocalis; *pe* Pflasterepithel (dunkel); *s* Papillenleisten tragender Teil des Stimmbandes. V. 15. (v. E.)

Nach unten von dem wahren Stimmbande tritt wieder mehrreihiges, flimmerndes Zylinderepithel auf und mit ihm Drüsen; gleichzeitig setzt sich aber der Conus elasticus in eine elastische Längsfaserlage fort, welche eine Tunica propria von einer Submucosa trennt.

Die hyalinen Knorpel des Kehlkopfes (Ring-, Schild- und Gießbeckenknorpel verknöchern vom 20. Lebensjahre an normalerweise nach endochondralem Typus. Am längsten bleibt die Platte des Schildknorpels und der vordere Teil des Ringknorpels unverknöchert; niemals verknöchern die elastischen Knorpel.

Die Luftröhre oder Trachea besitzt im Bereiche der C-förmig gekrümmten, hyalinen Knorpelhalbringe (Fig. 494) eine glatte, im hinteren Teile eine in Längs-

falten gelegte Schleimhautoberfläche, welche von dem mehrreihigen, flimmernden Zylinderepithel mit Becherzellen (Fig. 76) bedeckt wird.

Die Schleimhaut ist, besonders in ihrer hypoepithelialen Schichte, reich an zelligen Elementen und grenzt sich durch eine dicke Basalmembran gegen das Epithel ab. Sie wird von den darunterliegenden leukozytären Zellen durchwandert, und letztere finden sich stets in wechselnder Anzahl auch im Epithel.

An Stelle der elastischen Längsfaserschichte, welche diese Schleimhaut von der Submucosa trennt, können hie und da auch verstreute Längsbündelchen

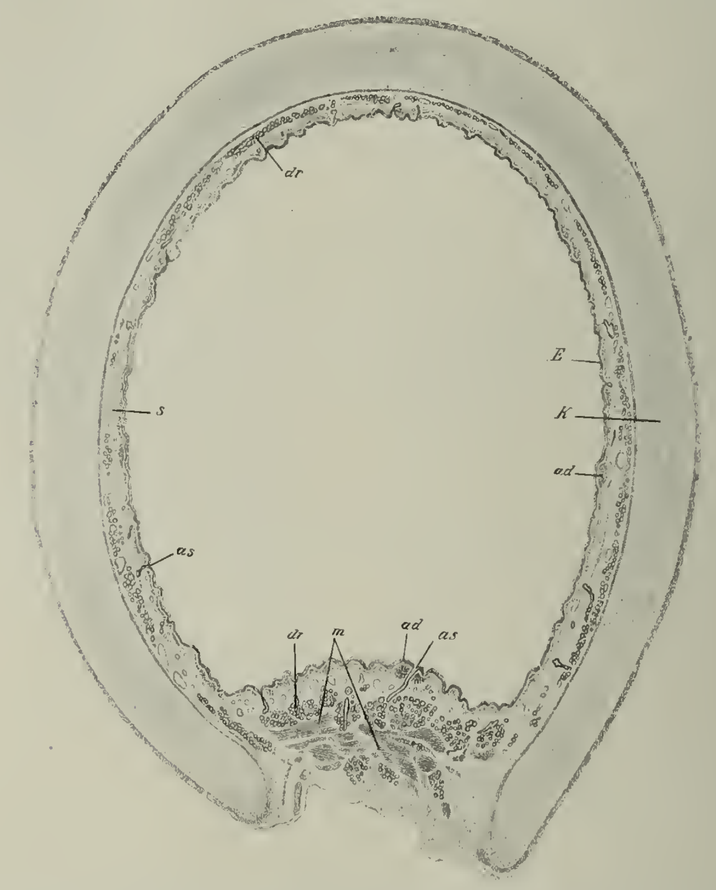


Fig. 494. Querschnitt durch die Luftröhre eines 9jähr. Knaben im Bereiche eines Knorpelringes. Pikrinsublimat. H. E. *E* Flimmerepithel; *K* Knorpel; *ad* adenoides Gewebe; *dr* Drüsen; *as* deren Ausführungsgänge; *m* glatte Muskeln der häutigen Wand; *s* Schleimhaut. V. 8. (v. E.)

von glatten Muskelfasern vorkommen. Solche finden sich reichlich an der hinteren Wand der Luftröhre zwischen den Enden der Knorpelhalbringe vorwiegend quer ausgespannt.

Die Submucosa besteht aus lockerem Bindegewebe, vermischt mit Fettläppchen und enthält gemischte Drüschen, welche besonders zahlreich zwischen den Knorpelhalbringen und in der hinteren Wand entwickelt sind. Die Ausführungsgänge sind nicht selten ampullenförmig erweitert und nahe ihrer Mündung von Ansammlungen lymphoider Zellen umgeben (Fig. 494, *ad*). Die lamellär gebaute Submukosa geht in

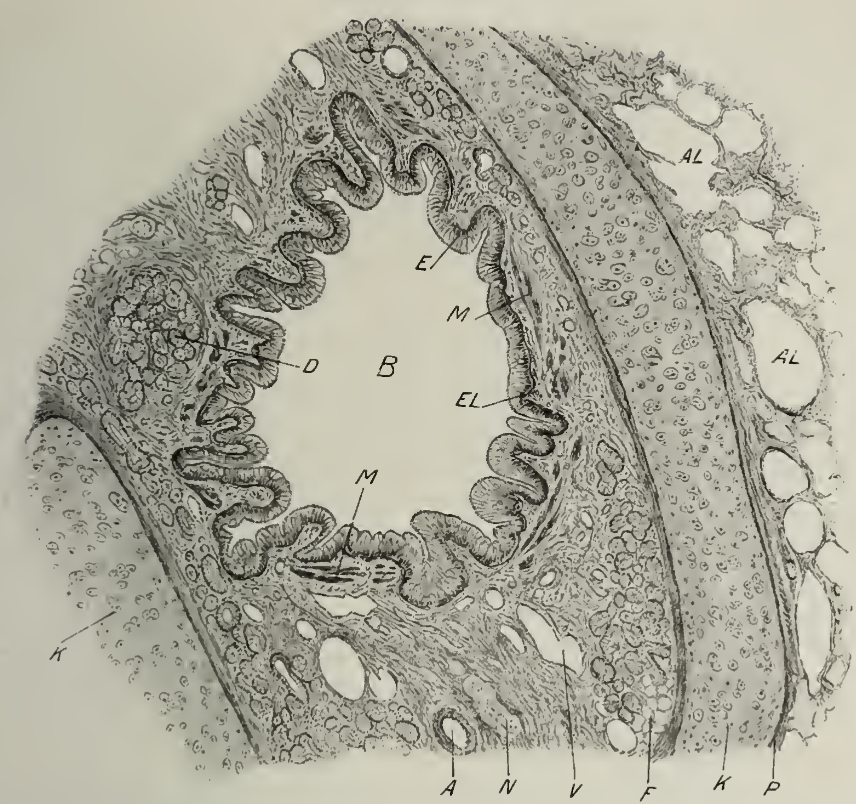
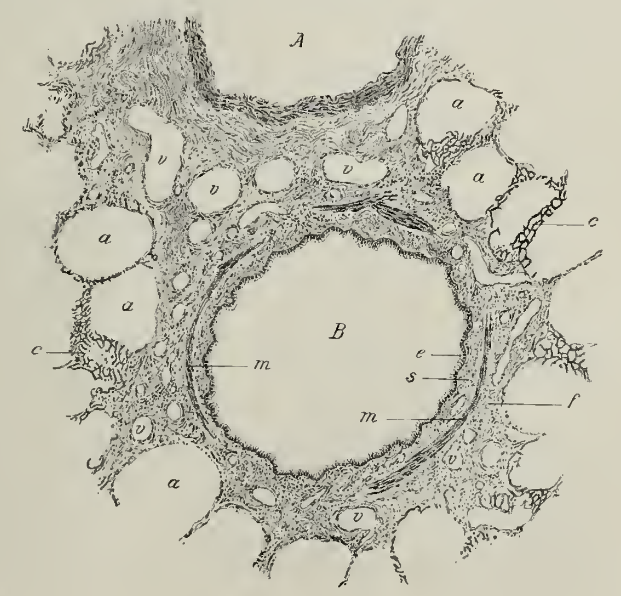
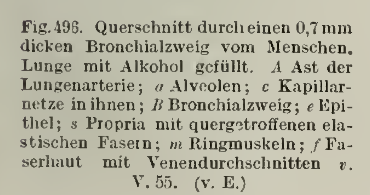


Fig. 495. Ein kleinerer Bronchus vom Hingerichteten am Querschnitt. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. Die elastischen Fasern in der Wand des Bronchus (*EL*) nach einem Orceinpräparat. *A* Arterie; *AL* Alveolen; *B* Bronchus; *D* gemischte Drüsen; *E* Flimmerepithel mit Becherzellen; *F* Fettgewebe; *K* Knorpel; *M* Ringmuskeln; *N* Nerv; *P* Perichondrium; *V* Vene. V. 30.

das fibröse Perichondrium des hyalinen Knorpels über, der S. 144 näher besprochen wurde.

In den Bronchialverzweigungen (Fig. 495) nimmt das Epithel allmählich an Höhe ab, so daß es zu einem zweireihigen, endlich zu einfachem, flimmerndem Zylinderepithel wird. Die Knorpelhalbringe machen immer kleiner werdenden Knorpelplättchen Platz,




Fig. 496. Querschnitt durch einen 0,7 mm dicken Bronchialzweig vom Menschen. Lunge mit Alkohol gefüllt. *A* Ast der Lungenarterie; *a* Alveolen; *c* Kapillarnetze in ihnen; *B* Bronchialzweig; *e* Epithel; *s* Propria mit quergetroffenen elastischen Fasern; *m* Ringmuskeln; *f* Faserhaut mit Venendurchschnitten *v*. V. 55. (v. E.)

welche, je kleiner sie werden, desto mehr elastische Fasern in ihrer Grundsubstanz aufweisen, so daß sie mehr den Charakter von elastischen Knorpeln annehmen.

Dagegen bleiben die Drüsen und die elastische Längsfaserlage erhalten; erstere kommen nach außen von den Knorpelstückchen zu liegen, und letztere bilden schließlich fast allein die Tunica propria. Die glatte Muskulatur wird allmählich, wenn die Knorpeleinlagerungen schon ganz aufgehört haben, zu einer netzförmig verflochtenen Ringfaserlage (Fig. 496). Infolge der Kontraktion dieser erscheint die Schleimhaut in der Leiche stets in Längsfalten gelegt.

Die Bronchialäste gehen unter spitzwinkeligen Teilungen endlich in Bronchiolen von 1—$^1/_2$ mm Weite über.

Die Lunge.

Die Lunge besitzt einen lobulären Bau, ähnlich wie eine große Drüse; ihre Hauptlappen werden von der Pleura pulmonalis, einem dünnen, serösen Überzuge, wie von einer Membrana propria umhüllt und zerfallen, entsprechend der Verästelung des Bronchialbaumes, welcher dem Ausführungsgangsystem entsprechen würde, in immer kleinere Läppchen, bis herunter zu den Primärläppchen.

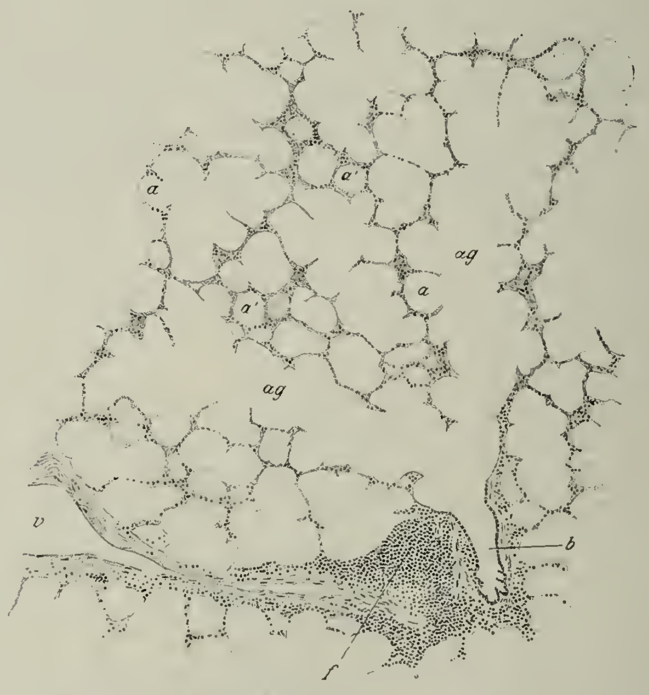


Fig. 497. Schnitt von einer mit Alkohol gefüllten Pferdelunge. *a* Alveolen im Profil; *a'* im Querschnitte; *b* Bronchulus in Bronchuli respiratorii und (*ag*) Alveolengänge sich fortsetzend; *f* Lymphfollikel; *v* Vene im Längsschnitte. V. 35. (v. E.)

Diese bestehen aus einem verzweigten Alveolengangsystem (Fig. 497), das mit halbkugeligen Aussackungen, den Alveolen besetzt ist.

Alveolengänge, wie Alveolen, sind von verschiedenem Durchmesser, je nachdem sich die Lunge in der In- oder Exspirationsstellung befindet. In letzterer messen die Alveolen 0,1—0,2 mm, in ersterer 0,3 mm und darüber; sie sind dann mit freiem

Auge sichtbar und verleihen der Lungenoberfläche oder der Schnittfläche ein schaumiges Aussehen.

Die kleineren Bronchiolen, welche noch eine zirkuläre, geflechtartige Muskelschichte, aber nicht mehr flimmerndes, sondern einfach zylindrisches Epithel ohne Becherzellen besitzen, gehen über in enge, muskellose Gänge, welche von kubischem Epithel ausgekleidet sind, das schon streckenweise von einzelnen Alveolen mit dem respiratorischen Epithel (siehe unten) unterbrochen wird. Diese Übergangsstücke sind die Bronchuli respiratorii. Sie gehen erst in die weiteren Alveolengänge über. Die Alveolen benachbarter Gänge berühren sich überall, und ihre Wände verschmelzen zu einfachen, ungemein dünnen und zwei benachbarten Bläschen gemeinsamen Scheidewänden. So setzen sich die größeren Läppchen aus allseitig sich berührenden und verwachsenen Alveolen mehrerer Alveolengänge zusammen.

Das respiratorische Epithel, welches die Alveolen auskleidet, zeigt im Erwachsenen zweierlei Zellen: große, kernlose, dünnste Platten (Fig. 498) und zwischen diesen vereinzelte oder zu inselförmigen Gruppen vereinigte, kleine polyedrische bis kubische, kernhaltige Zellen.

Fig. 498. Lunge vom Menschen mit Silbernitrat injiziert. Übergang eines Bronchulus mit einfachem Epithel *e* in einen Bronchulus respiratorius mit respiratorischem Epithel; *p* große, platte, kernlose, *e'* kleine kernhaltige Epithelzellen des letzteren. V. 200. (v. E.)

Dieses Epithel sitzt einem äußerst feinen Grundhäutchen auf, das von elastischen Fasern verstärkt wird. Diese sind besonders an den Übergangsstellen der Alveolengänge und an den Mündungen der Alveolen in erstere stärker entwickelt und umkreisen diese Mündungen in ringförmigen Zügen. Daher erscheinen auch die freien Ränder der Scheidewände zwischen benachbarten Alveolen am Durchschnitt kolbig verdickt (Fig. 499). Am Grunde der Alveolen sind die elastischen Fasern spärlicher, und dort, wo mehrere Alveolen aneinander grenzen, zeigen sie charakteristische T-förmige Teilungen.

In den Alveolenwänden kommen, seltener beim Menschen, häufig bei kleineren Tieren (Fledermäusen, Igel, Maus), Poren vor, durch welche benachbarte Alveolen in Verbindung stehen.

In das zarte Grundhäutchen eingeschlossen, liegt der funktionell wichtigste Teil der Lunge, das respiratorische Kapillarnetz.

Die Maschen dieses Netzes (Fig. 500) sind sehr eng, vielfach von geringerem Durchmesser als die Blutkapillaren selbst; dies ist an Lungen in der Exspirationsstellung stets der Fall. Diese Kapillaren sind nur durch das respiratorische Epithel von der Luft im Inneren der Alveolen getrennt, und zwar bedecken die kernlosen Platten, deren Dicke in den Zehnteln des Mikromillimeters sich bewegt, das dünne Endothelhäutchen der vorspringenden Kapillarwand, während die kernhaltigen Zellen in den Lücken des Gefäßnetzes eingeschaltet sind. So ist die trennende Schicht zwischen dem zirkulierenden Blute und der Luft auf ein Minimum herabgesetzt.

An den zwei Alveolen gemeinsamen Scheidewänden sind die Kapillaren bald auf

der einen, bald auf der anderen Fläche vorragend, so daß man an Durchschnitten den Eindruck erhält, als ob sie sich hin und her wänden.

Außer dem Kapillarnetz finden sich in der elastischen Grundhaut nur noch vereinzelte Bindegewebszellen eingestreut. Faseriges Bindegewebe findet sich aber nur in den gröberen Septen, in Begleitung der Bronchien und Gefäße.

Die Lunge des Menschen erscheint in der Regel schwarz oder schiefergrau gefleckt. Dieses sog. Pigment ist ein exogenes, im wesentlichen eingeatmete Rußkohle [1]), die nicht durch Flimmerung entfernt werden konnte. Bei Kindern und bei wildlebenden Tieren ist die Lunge rosenrot. Die Rußkohle findet sich vorzüglich im Bindegewebe

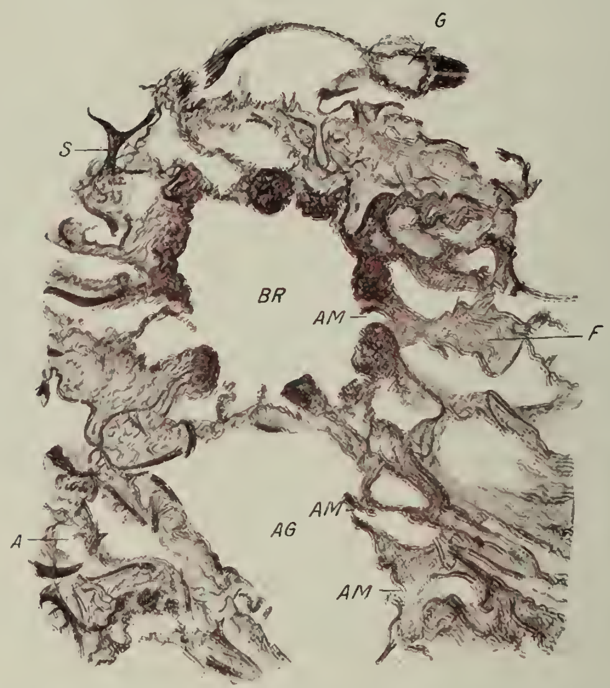


Fig. 499. Aus einem Schnitt durch die mit Alkohol (unvollständig) gefüllte Lunge eines Selbstmörders. Färbung des elastischen Gewebes mit saurem Orceïn nach Unna-Tänzer. *A* Alveoleneingang, quer (nur der halbe); *AG* Alveolengang; *AM* Alveoleneingänge im Profil; *BR* Bronchulus respiratorius, quer; *F* Alveolenwand von der Fläche; *G* Blutgefäß; *S* elastisches Septum zwischen 4 aneinandergrenzenden Alveolen. V. 70.

zwischen den Läppchen abgelagert; aber auch in den Wänden der Alveolen kann sie in Form von ästigen Figuren angesammelt sein, zum Teil in zelligen Elementen innerhalb des Epithels, die man als Staubzellen bezeichnet hat. Diese können sowohl abgelöste Epithelzellen der Alveolenwand, als auch leukozytäre Phagozyten sein.

Die Rußkohle bleibt nämlich nur zum Teil im Lungengewebe selbst abgelagert; teilweise gelangt sie, wohl durch die Phagozyten, in die Lymphgefäße und wird hier weiter befördert, um endlich in den bronchialen Lymphknoten abgelagert zu werden.

Die Lymphgefäße der Lunge sind reichlich entwickelt und bilden ein oberflächliches, klappenführendes Netz unter der Pleura und tiefe Netze, die mit den Pulmonalgefäßen verlaufen, bis in die feinsten Septen zwischen die Läppchen hinein. In den Läppchen selbst sind röhrenförmige Lymphgefäße nicht nachgewiesen; doch kann z. B. Blut, das man Tieren in die Luftwege eingießt, bald in den Lymph-

1) Man spricht daher auch von einem anthrakotischen Pigment.

gefäßen gefunden werden, so daß man annehmen muß, daß Spalträume aus den Alveolen in die Lymphgefäße führen. Die tiefen Lymphgefäße sind vielfach mit Lymphknötchen an den Teilungsstellen der stärkeren Bronchien in Verbindung; auch im Verlauf des hypopleuralen Netzes sind manchmal Lymphknoten eingeschaltet. Im Hilus gelangen die Lymphgefäße in große, regionäre Lymphknoten, die sog. Bronchialdrüsen, in denen die Hauptmasse des Pigmentes abgelagert wird.

Die Lunge hat ein besonderes Gefäßsystem. Sie wird durch die Lungenarterien, die sich mit dem Bronchialbaum verästeln, mit venösem Blut gespeist. Die feinsten Äste treten in Begleitung der Bronchuli respiratorii an die Alveolengänge und zerfallen hier in das respiratorische Kapillarnetz. In diesem wird das Blut arteriell gemacht und kehrt als solches durch die Lungenvene in den linken Ventrikel zurück.

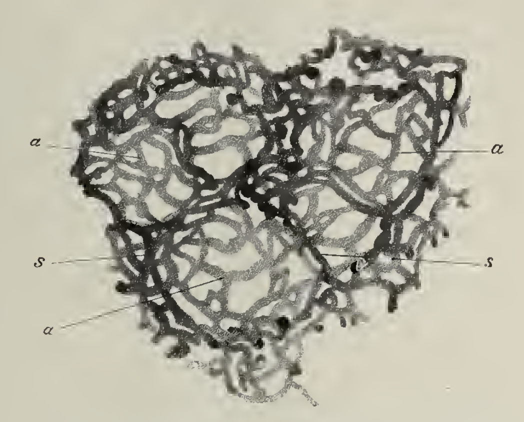


Fig. 500. Schnitt von einer Lunge mit injizierten Blutkapillaren. *a* Kapillarnetz am Boden, *s* an den Seitenwänden der Alveolen. V. 200. (v. E.)

Außerdem erhält die Lunge aber arterielles Blut durch die Bronchialarterien (A. bronchiales). Diese versorgen die Wände der Bronchien, bilden Vasa vasorum für A. und V. pulmonalis und gehen auch stärkere Anastomosen mit der A. pulmonalis ein (E. Zuckerkandl), so daß eine Mischung von arteriellem und venösem Blute stattfindet.

Die V. bronchiales anastomosieren zum Teil mit den Lungenvenen, zum Teil ergießen sie ihr Blut in die V. azygos und hemiazygos.

Die Nerven der Lunge sind teils Vagusäste, teils sympathischer Natur mit eingestreuten Ganglienzellen. Sie sind hauptsächlich für die Muskulatur der Bronchien und Gefäße bestimmt. Doch konnten auch feine Netze an der Oberfläche der Alveolen, sowie unter dem Epithel der Bronchien nachgewiesen werden; hier handelt es sich wohl um sensible Endigungen[1]. Solche finden sich reichlich, teils als diffuse Endverzweigungen, teils in Lamellen- und Golgi-Mazzonischen Körperchen in der Pleura.

Der Harnapparat oder das uropoëtische System.

Die Niere ist eine zusammengesetzte, tubulöse Drüse, welche unbrauchbare Stoffe, Exkrete, ausscheidet.

Sie besitzt an der Oberfläche eine derbe, fibröse, mit elastischen Fasern und in den tiefsten Lagen auch mit glatten Muskelfasern vermischte Kapsel, die leicht ablösbar ist. Am Durchschnitt läßt die Niere schon mit freiem Auge eine Reihe von Abteilungen erkennen.

Bei kleineren Tieren besteht sie aus einer einzigen, längsgestreiften Papille, deren Spitze im Hilus gelegen ist, an welche sich eine, ebenfalls längsgestreifte, Pyramide anschließt; beide zusammen werden als blässere Marksubstanz von einer dunkleren und mehr körnig erscheinenden Rinde bis an den tief eingezogenen Hilus umgeben.

1) Von manchen Autoren (Bohr) wurde dem respiratorischen Epithel eine sekretorische Funktion zugeschrieben.

Außerdem läßt die Marksubstanz konzentrisch mit der Rinde eine Außen- und Innenzone unterscheiden und erstere wieder einen schmäleren und helleren Außenstreifen und einen dunkleren und breiteren Innenstreifen (Fig. 501, Taf. XIII).

Beim Menschen setzt sich die Niere aus einer größeren Anzahl von solchen Einzelnieren zusammen, indem eine wechselnde Zahl von Pyramiden untereinander verwachsen, um mit einer einzigen Papille in einen kleinen Nierenkelch (Calyx minor) zu münden, und 9—12 solcher Papillen treten mit den zugehörigen, zusammengesetzten Pyramiden zur Bildung der Marksubstanz zusammen. Dabei fließen die kleinen Nierenkelche zu den größeren (Calyces majores) zusammen, welche in das Nierenbecken münden; dieses geht in den Harnleiter über.

Zwischen den Nierenkelchen ist ein sehr fettreiches Bindegewebe vorhanden, welches die Blut- und Lymphgefäße, sowie Nerven einschließt.

Zwischen die radiär gestreiften, zusammengesetzten Pyramiden der Marksubstanz setzt sich überall Rindensubstanz in Form der sog. Bertinischen Säulen fort, während von den Pyramiden radiäre Streifen in die Rindensubstanz, bis nahe an die Oberfläche gehen, die sog. Markstrahlen oder Processus Ferreïni.

Beim Embryo ist die Zusammensetzung der Niere auch äußerlich an dem deutlich gelappten Bau erkenntlich; ebenso bei manchen erwachsenen Tieren, z. B. beim Schwein.

Die Hauptmasse der Niere wird von den absondernden Harnkanälchen und den Blutgefäßen gebildet, während Bindegewebe eine untergeordnete Rolle spielt.

Blutgefäße der Niere.

Die Arteria renalis teilt sich im Hilus, und ihre starken Äste dringen zwischen den Pyramiden in die Nierensubstanz ein, steigen in den Columnae Bertini gerade auf und teilen sich an der Grenze zwischen Mark und Rinde in mehrere Äste, welche besonders an den Nierenpolen bogenförmige, parallel mit der Oberfläche verlaufende Zweige, die A. arciformes (Fig. 501, *1*) bilden. Diese verzweigen sich ihrerseits wieder nach allen Richtungen des Raumes und werden zu den, die Rinde wesentlich radiär durchsetzenden A. interlobulares (*2*). Allerdings kann man von einem Läppchenbau nur insofern sprechen, als man am Radiärschnitte durch die Rindensubstanz wenig scharf begrenzte, durch diese Arterien bedingte Abteilungen erkennen kann. Diese Arterien geben im Aufsteigen zahlreiche, feine, kurze Seitenäste (*3*) ab, welche sich in rundliche, eigentümliche Gefäßknäuel (*4*) auflösen. Sie werden vom Anfangsteil eines Harnkanälchens umschlossen und als Glomeruli Malpighi bezeichnet; sie besitzen einen Durchmesser von 0,1—0,2 mm und sind durch die ganze Rinde zwischen den Markstrahlen verteilt.

Die zuführende Arterie (Vas afferens) (Fig. 502) jedes solchen Knäuels teilt sich in vier und jeder dieser Äste wiederholt dichotomisch, doch so, daß die den vier Hauptästen entsprechenden Teile als durch tiefe Einschnitte getrennte Läppchen erkenntlich bleiben. An der Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz kommen größere Knäuel vor, welche mehr, bis zu acht Lappen besitzen.

Einzelne V. afferentia geben vor ihrem Eintritt in den Glomerulus Ästchen ab, die unmittelbar in das Kapillarnetz einmünden (C. Ludwig; Taf. XIII, *11*).

Die geteilten Ästchen fließen innerhalb des Knäuels wieder zusammen zu einer ausführenden Arterie (Vas efferens), welche dünner ist als die zuführende; sie löst sich dann erst in Kapillaren auf, so daß der Gefäßknäuel ein arterielles Wundernetz darstellt.

Die feineren Teilungsäste im Knäuel haben nicht mehr den histologischen Bau von Arterien, sondern gleichen mehr Kapillaren, welche dadurch ausgezeichnet sind, daß sie keine gesonderten Endothelzellen besitzen. Sie erscheinen wie rein protoplasmatische Röhren mit eingelagerten Kernen und zeigen außerdem eine eigentümlich

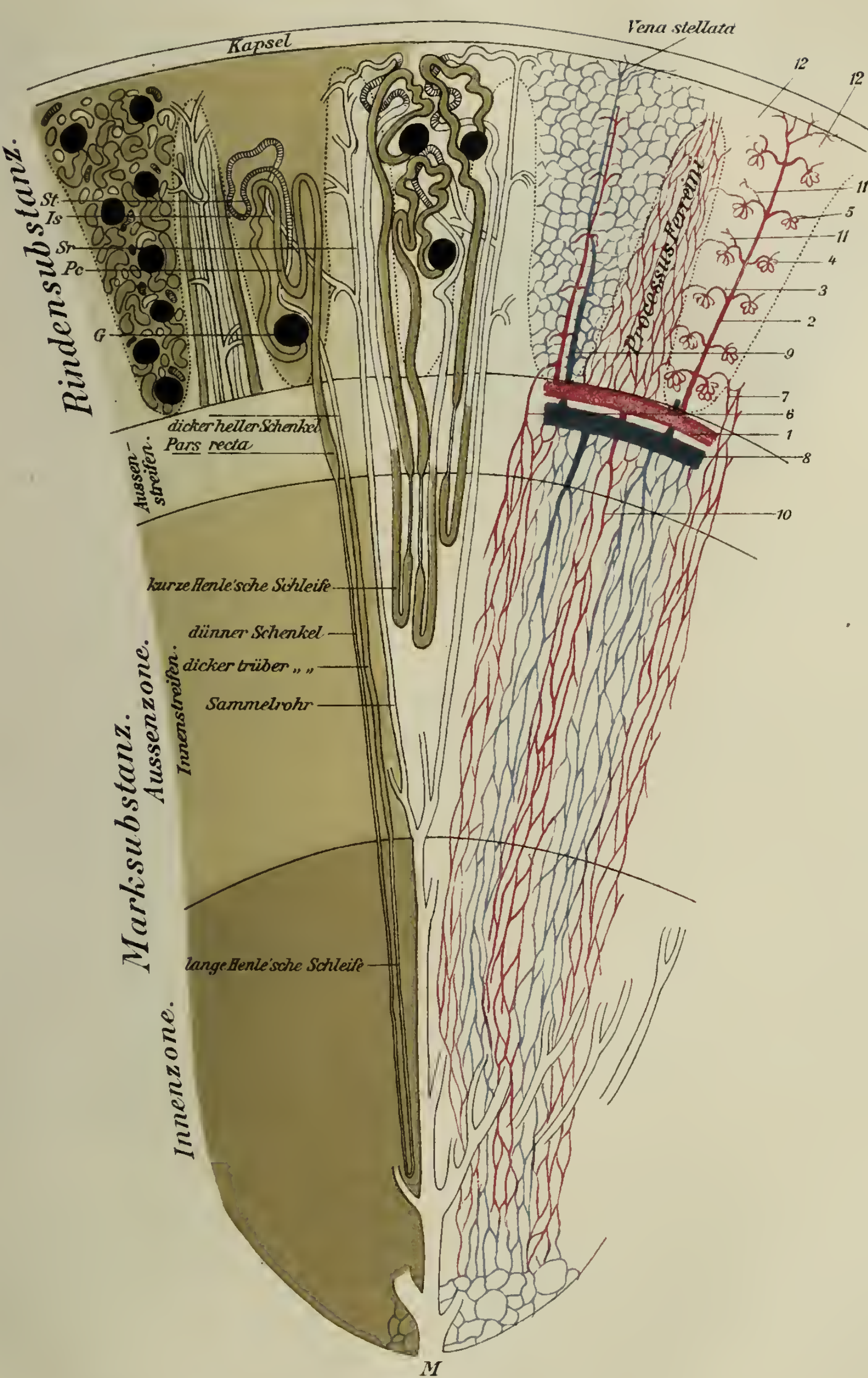


Fig. 501. Nierenschema (teilweise nach K. Peter, Gefäße nach C. Ludwig)
G. Glomerulus; IS. initiales Sammelrohr; M. Mündung eines Ductus papillaris an der Papillenspitze; Pc. Pars contorta; Sr. Sammelrohr; St. Schaltstück; 1 Art. arciformis; 2 Art. interlobularis; 3 Vas afferens; 4 Glomerulus; 5 Vas efferens; 6 Arteriola recta vera; 7 Arteriola recta spuria; 8 Vena arciformis; 9 Vena interlobularis; 10 Venula recta. 11. vom V. afferens abgehende Aestchen zur Verbindung mit dem Kapillarnetz; 12 Endäste der A. interlobulares, die unmittelbar in das Kapillarnetz übergehen.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H.F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

poröse Beschaffenheit. Oberflächlich werden sie in allen ihren Windungen von einem Häutchen umhüllt, das zahlreiche Kerne enthält, aber ebenfalls keine Zellgrenzen erkennen läßt[1]). Es geht an der Stelle, wo die Gefäße ein- und austreten, in ein Endothelhäutchen über.

Das ganze Wundernetz steht mit der Abscheidung des Harnwassers in Beziehung.

Die Kapillaren, in welche das Vas efferens zerfällt, bilden ein mehr rundmaschiges Netz, welches die Harnkanälchen der Rinde umspinnt. Sie münden unmittelbar in die weiten Venen, welche als V. interlobulares (Fig. 501, *9*) mit den gleichnamigen Arterien herabsteigen, um in die Venae arciformes (*8*) einzumünden.

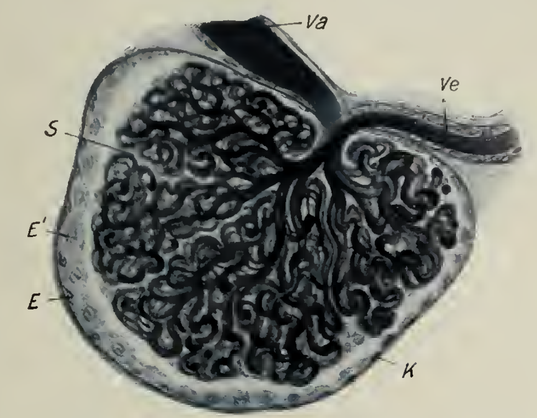


Fig. 502. Ein injizierter Nierenknäuel vom Menschen. *E* Epithel der Bowmanschen Kapsel im Profil, bei der Dicke des Schnittes ist es auch teilweise von der Fläche zu sehen (*E'*); *K* Membrana propria der Kapsel; *S* Trennender Spalt zwischen zwei Lappen; *Va* Vas afferens; *Ve* Vas efferens. V. 160.

Jedoch nicht alle Arterien treten in solche Knäuel ein; an der Peripherie setzen sich die A. interlobulares in Ästchen fort, welche unmittelbar in das Kapillarnetz übergehen (Dehoff 1919; Taf. XIII, *12*). Eine geringe Anzahl von Arterien, welche aus den A. interlobulares, nahe deren Abgang aus den A. arciformes oder aus diesen selbst entspringen und als Arteriolae rectae verae (*6*) mit den geraden Harnkanälchen gegen die Papillen ziehen, werden direkt kapillar und versorgen die Marksubstanz mit langgezogenen Maschen. Der Mehrzahl nach stammen aber auch diese Arteriolae rectae, die man dann als spuriae (*7*) bezeichnet, von V. efferentia, die aus Knäueln, nahe der Markgrenze, austreten.

Ihre Kapillaren umspinnen die geraden Harnkanälchen des Markes und die Ductus papillares bis in die Papillenspitze. Aus ihnen gehen die Venulae rectae (*10*) hervor, welche emporsteigen, um in die V. arciformes (*8*) einzumünden.

Dicht unter der Nierenkapsel sammeln sich die Venen, indem sie radiär oder sternförmig als V. stellatae zusammenfließen und so die sog. Stellulae Verheynii bilden. In diese münden aber auch besondere Venen der Kapsel ein. Das Gefäßsystem der Niere ist nämlich nicht völlig getrennt von den Gefäßen benachbarter Organe. An der Oberfläche dringen Ästchen benachbarter Arterien ein, welche zum Teil die Kapsel versorgen. Sowohl hier, als an der Grenze zwischen Mark und Rinde kommen direkte Verbindungen zwischen Arterien und Venen vor. Die Venen der Niere sind klappenlos.

Verlauf und feinerer Bau der Harnkanälchen.

Jedes Harnkanälchen beginnt, wie gesagt, an einem Gefäßknäuel, welcher gleichsam eingestülpt in diesen kugelförmig erweiterten Anfangsteil erscheint, oft mit einer halsartigen Einziehung am Gegenpol der Gefäßpforte, als langer, stark gewundener Schlauch, Tubulus contortus. Dieser setzt sich papillenwärts fort in eine verschieden lange, gerade Schleife (Henlesche Schleife), welche verschieden tief in die Marksubstanz hinabreicht. Ihr rückläufiger Teil windet sich, in der Höhe

1) Siehe die Anmerkung S. 409.

des Glomerulus angelangt, abermals auf zum Schaltstück, das mit dem Tubulus contortus die Pars contorta bildet, und dieses geht in einen, im Markstrahl absteigenden, geraden Abschnitt, das Sammelrohr, über.

Dieses Sammelrohr nimmt im Bereich der Rinde zahlreiche Schaltstücke auf und vereinigt sich erst in der Innenzone des Markes mit anderen Sammelröhren unter spitzen Winkeln zu immer weiteren Röhren, die in der Papille zu den Ductus papillares werden, welche, etwa 20 an der Zahl, an der Spitze der Papille in den Nierenkelch münden (Fig. 501, Taf. XIII).

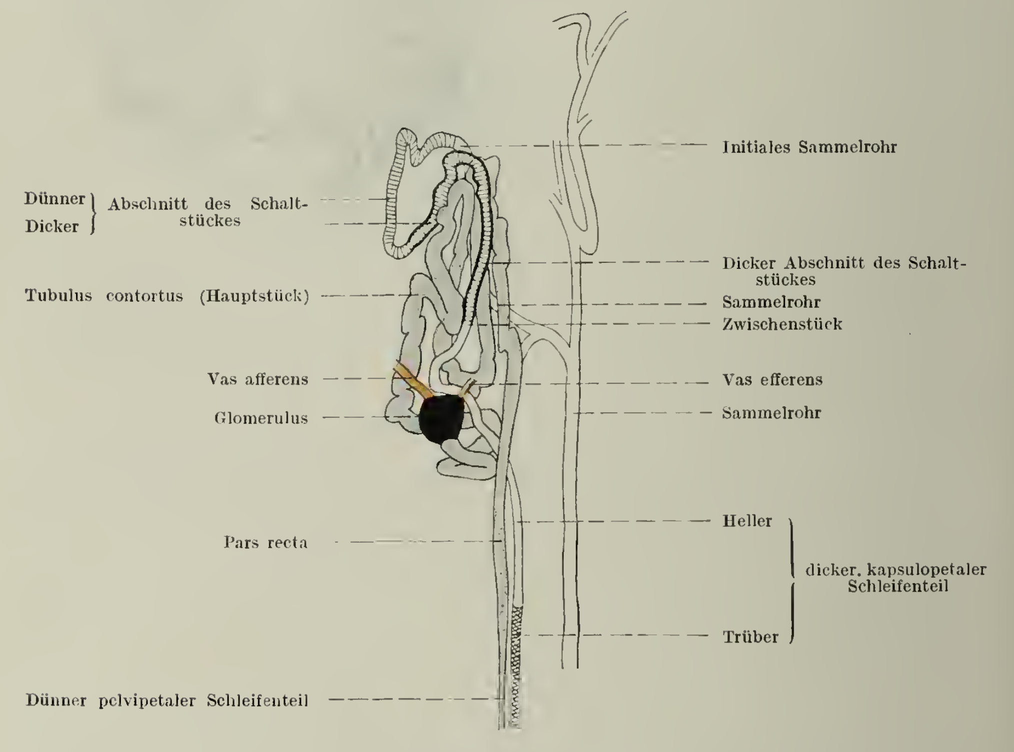


Fig. 503. Schema der Pars contorta, des Abganges der Henleschen Schleife und des Sammelrohres vom Menschen. (Nach K. Peter.)

Da sich stets eine größere Anzahl von Harnkanälchen um ein zentral gelegenes Sammelrohr, in das sie einmünden, anordnet, kann man ihre dem Sammelrohr zugewendeten Teile als innere, die entfernteren als äußere, die der Papille zugewendeten als absteigende (pelvipetale), die der Kapsel zugewendeten als aufsteigende (capsulopetale) bezeichnen.

In der Pars contorta wendet sich das Kanälchen zunächst papillenwärts (Fig. 503), um sofort nach außen und kapselwärts eine vielfach gewundene und wiederholt geknickte Schlinge zu bilden, deren Scheitel stets viel näher der Kapsel zu gelegen ist, als der zugehörige Glomerulus. Die Länge dieses, fast ausschließlich in der Rinde gelegenen, trüben Hauptstückes beträgt etwa 14 mm, die Dicke des Kanälchens im Mittel 57 μ (K. Peter).

Es setzt sich fort in ein gestrecktes, in den Markstrahl eintretendes Stück, die Pars recta oder in den Markteil der Pars contorta, der unter allmählicher Verdünnung in den pelvipetalen Teil der Henleschen Schleife übergeht.

An diesem Übergang, welcher an der Grenze zwischen Außen- und Innenstreifen der äußeren Markzone stattfindet, ändert sich nicht nur das Kaliber, sondern auch die Beschaffenheit des Epithels. Ersteres sinkt auf 15 μ, während das Epithel seine trübe, körnige Beschaffenheit verliert und hell wird.

Handelt es sich um eine lange, d. h. weit papillenwärts reichende Schleife, so liegt ihr Scheitel oder Umschlagsrand stets in diesem engen, hellen Abschnitt, der eine Länge von 10 mm erreichen kann. Bei kurzen Schleifen, die beim Menschen weitaus überwiegen (auf eine lange kommen mindestens sieben kurze), kann der helle, enge Teil auf 0,25 mm Länge sinken, ja (beim Menschen) ganz fehlen, und die Umbiegungsstelle liegt im trüben, dickeren Teil, in welchen der helle, dünne wieder übergeht. Dieser Übergang findet also bei den langen Schleifen im auf-, bei den kurzen im absteigenden Teile statt (vgl. das Schema). Die Dicke dieses trüben Abschnittes, der stets innen, also näher zum Sammelrohr gelegen und hauptsächlich auf den Innenstreifen der äußeren Markzone beschränkt ist, steigt wieder auf 30 μ. Er geht nun abermals, und zwar wieder ungefähr an der Grenze zwischen Außen- und Innenstreifen der äußeren Markzone über in einen helleren, der auch etwas weiter (38 μ) und dünnwandiger ist. Die Länge beider Teile, des trüben und hellen, beträgt etwa 9 mm.

Das Ende dieses hellen Teiles legt sich mit einer Windung stets an den Ausgangs-Glomerulus an und geht dann plötzlich in ein trübes Schaltstück über, das hauptsächlich durch seinen unregelmäßigen Umriß, der oft Auswüchse zeigt, ausgezeichnet ist und in der Pars contorta eine, kapselwärts gerichtete, oft mehrfach geknickte Schleife bildet. Infolge seiner Unregelmäßigkeit schwankt auch der Durchmesser beträchtlich, zwischen 22—50 μ.

Dieses Schaltstück, welches stets innen vom gewundenen Teile liegt, geht dann, ohne scharfe Grenze, über in das initiale Sammelrohr, mit dem es eine Länge von 4,6 mm erreicht.

Diese initialen Sammelröhren, welche selbst noch gewunden sein können, münden in die geraden, im Markstrahl absteigenden, rasch an Weite zunehmenden Sammelröhren in einer peripheren, noch in der Rinde gelegenen Region, während in einer zentralen, bereits in der Innenzone des Markes gelegenen, die Vereinigung der geraden Sammelröhren unter spitzen Winkeln erfolgt. Beide Vereinigungszonen sind also durch eine lange, astlose Strecke, die etwa der Außenzone des Markes entspricht, getrennt. Die Innenzone enthält außer den spitzwinkeligen Anastomosen der Sammelröhren nur noch die engen Kanälchen der langen Schleifen. Die Länge des Sammelrohres beträgt im Mittel 21 mm, die Gesamtlänge eines Harnkanälchens 52—58 mm.

Sehr wechselnd und eigentümlich sind die Epithelverhältnisse in den verschiedenen Abschnitten der Harnkanälchen.

Wie erwähnt, schlägt sich der synzytiale Überzug[1]) des Glomerulus an dessen Gefäßpforte in ein Endothelhäutchen um, welches mit einer zarten, äußeren, glasartigen Membran die sog. Bowmansche Kapsel des Gefäßknäuels bildet. Zwischen ihr und dem inneren Überzug des Knäuels ist ein Spaltraum vorhanden, welcher den Anfang des Harnkanälchens darstellt und in welchen das Harnwasser ausgeschieden wird.

Am Isolationspräparat erscheinen die Knäuel entweder als kugelige oder elliptische Gebilde von glattem Umriß, wenn ihre Membran erhalten ist, oder als gelappte Körper mit buchtigem Rande, wenn die Kapsel abgestreift wurde. Diese liegt dann gewöhnlich als zerknitterte, gefaltete Haut, deren stärker lichtbrechende Falten man nicht für Fasern halten darf, neben dem Knäuel.

Die verhältnismäßig großen, polygonalen Zellplatten des Endothels der Bowmanschen Kapsel sind zart gekörnt und besitzen einen runden Kern. Sie gehen am

1) Nach der Angabe von W. K. Zimmermann (1915) soll es sich nicht um ein Synzytium, sondern um reich verästelte Zellen mit weiten Interzellularräumen handeln.

Anfang des Harnkanälchens in rasch an Höhe zunehmende, kubische oder polyedrische Zellen über, welcher Übergang manchmal schon in größerer Entfernung vom Abgang des Kanälchens, an der Peripherie des Glomerulus (Fig. 504), stattfinden kann.



Fig. 504. Nierenkörperchen mit abgehendem Harnkanälchen. Schnitt. Müllers Flüssigkeit. H. E. *C* Gewundenes Harnkanälchen; *G* Gefäßknäuel; *K* Kapsel; *e* Kapselepithel, bei *e'* allmählich in das Epithel des Harnkanälchens übergehend; *gf* Gefäßschlingen mit Blutkörperchen; *m* Membrana propria der Kapsel; *sy* Kerne des Syncytiums teilweise von vakuolenartigen Räumen umgeben. V. 325. (v. E.)

Im Tubulus contortus findet die Abscheidung der spezifischen Harnbestandteile statt (R. Heidenhain). Im frischen Zustande zeigt ihr Epithel ein dunkles, bei schwacher Vergrößerung bräunliches Aussehen infolge einer feinen und dichten Körnung des Zellleibes.

Die Lichtung kann man im frischen Zustande in der Regel nicht deutlich erkennen, wohl aber innerhalb der körnigen Protoplasmamasse die Kerne als rundliche, hellere Flecke. Von Zellgrenzen ist nichts zu sehen, so daß man das Epithel für ein Synzytium gehalten hat (Ludwig). Auch an Schnitten fehlen deutliche Zellgrenzen. Diese auffallende Erscheinung ist aber nur durch die eigentümliche Beschaffenheit der Seitenflächen dieser Zellen bedingt. An mit Silbernitrat imprägnierten Kanälchen zeigen die Zellen in der Flächenansicht oder im optischen Querschnitt reichlich gebuchtete Ränder, ähnlich, wie das Endothel einer Lymphkapillare. Die Vorsprünge der einen Zelle greifen in die Vertiefungen der benachbarten. Da man also nie ebene Grenzflächen vor sich hat, können in der Seitenansicht auch nicht scharfe Zellgrenzen hervortreten.

Dagegen zeigen gut fixierte Zellen, besonders deutlich an Kanälchenlängsschnitten, eine basale Streifung (Fig. 505), stäbchenartige Differenzierungen der Zellbasen, welche der Membrana propria aufsitzen und einigermaßen analog sind denen in den Speichelröhren. Während von einer Seite diese bei starker Vergrößerung sichtbaren Stäbchen als aus Körnerreihen zusammengesetzt aufgefaßt werden, sollen sie nach anderen homogen sein und ihre Umwandlung in Körnerreihen entweder ein sekretorisches Stadium oder den Beginn degenerativer Veränderungen darstellen.

Fig. 505. Aus der Rindensubstanz einer menschlichen Niere. Operativ entfernt. Erlickis Flüssigkeit + 1% Eisessig. Mallorys Bindegewebsfärbung. *a* Andeutung einer Basalfaserung; *BK* Basalknötchenreihe des Bürstenbesatzes; *BS* Basalstreifung; *IS* initiales Sammelrohr; *Mp* Membrana propria; *SL* Schlußleisten; *SS* Schaltstück; *TC* Tubulus contortus (Hauptstück); *VB* Verbindungsstück. V. 500.

Der kugelige Kern liegt meist in der Mitte, bis zu welcher die Stäbchenstruktur reicht. Die Anordnung der Kerne am Querschnitt dieser Kanälchen ist oft eine sehr unregelmäßige, in dem bald mehrere Kerne dicht aneinander liegen, dann wieder längere, kernlose Strecken folgen.

Der innere Teil der Zellen wird von diffusen, glänzenden Körnchen eingenommen. Zu innerst findet man einen Saum, der wie aus dicht gelagerten Härchen zusammengesetzt erscheint (Bürstenbesatz von Tornier[1]), aber sehr veränderlich ist. Es ist jedoch fraglich, ob sein Fehlen in allen Fällen auf schlechte Fixierung zurückzuführen ist; von der manchmal sich hügelförmig vorwölbenden Zelloberfläche sich abschnürende Vakuolen vermögen ihn normalerweise zu unterbrechen. Eisen-Hämatoxylin-Färbnng zeigt an seiner Basis eine Reihe schwarzer Körnchen, die teils als Basalknötchen, teils als Schlußleisten am Querschnitt gedeutet worden sind. Diese Methode läßt auch in jeder Zelle ein Diplosom und an der Basis des Stäbchensaumes eine Reihe kurzer Stäbchen oder Körnchen dicht an der Basalmembran erkennen, deren Bedeutung man nicht kennt, die aber M. Heidenhain Basalreifen (Fig. 506) genannt hat. Wahrscheinlich stehen sie in Beziehung zu einer feinen, zirkulären Streifung, welche als eigene Lage innen der homogenen Membrana propria aufgelagert ist (siehe unten). Die Zellen der gewundenen Kanälchen färben sich gut in sauren Anilinfarben; das Lumen ist an Schnitten bald eng, zickzackförmig, bald weit, je nach dem Füllungszustande.

Da die Granula dieser Zellen nicht als spezifische Drüsengranula, wie etwa die der serösen Drüsen, aufgefaßt werden können, hat man sie als Kunstprodukte, postmortale Bildungen, hinzustellen versucht (M. Heidenhain). Sie sind aber auch in ganz frisch untersuchten Nieren vorhanden, müssen also als präformierte Teile anerkannt werden. Wahrscheinlich handelt es sich um Speicherorgane, welche die auszuscheidenden Stoffe, die im Blute nur in großer Verdünnung vorhanden sind, anziehen und kondensieren, ähnlich, wie stark verdünnte Farbstoffe in tierischen Elementen angespeichert werden. Sekundär werden sie dann ausgewaschen[2]).

Neben diesen feinen Körnchen kommen gelegentlich auch größere Fettröpfchen, namentlich bei gemästeten Tieren, und Glykogen vor.

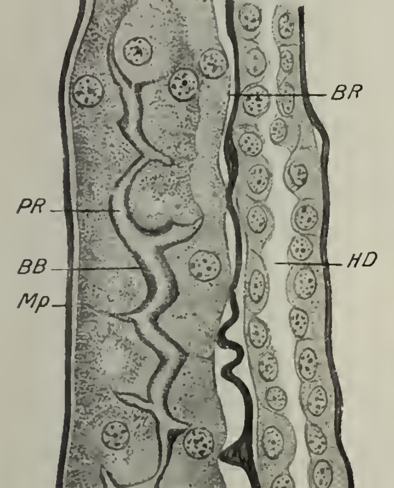


Fig. 506. Zwei Kanälchen aus einem Markstrahl der Rindensubstanz derselben Niere, wie Fig. 505 am Längsschnitt. Epithel etwas abgehoben von der Membrana propria. *BB* Bürstenbesatz; *BR* Basalreifen (angedeutet); *HD* heller dicker Teil der Henleschen Schleife; *Mp* Membrana propria; *PR* Pars recta des Hauptstückes. V. 500.



Fig. 507. Drei Kanälchen aus der Marksubstanz derselben Niere wie Fig. 505 am Längsschnitt. *1* dünner Schleifenschenkel; *2* dicker trüber Schleifenschenkel; *3* Sammelrohr. V. 500.

1) 1878 von Nußbaum entdeckt.

2) M. Heidenhain läßt diese Speicherung der harnfähigen Substanzen in Vakuolen vor sich gehen.

Im engen Schleifenschenkel (Eig. 507, *1*) treten langgestreckte Zellen mit sehr durchsichtigem, körnchenarmen Protoplasma auf, das schlecht färbbar ist in sauren Farben, aber im frischen Zustande kleine Kristalle in geringer Zahl enthält. Die Zellen sind so flach, daß die Kerne den Zellkörper nach innen etwas vorwölben, wobei in der Längsansicht meist die Vorwölbungen einer Seite den Einziehungen der anderen gegenüber liegen. Am Querschnitt (Fig. 508) können diese Abschnitte mit Kapillaren verwechselt werden.

Der dicke Schleifenschenkel (Fig. 507, *2*) wird wieder von einem körnigen Epithel, ähnlich dem des Tubulus contortus, ausgekleidet, nur ist es etwas niedriger. Es geht in ein helles, körnchenarmes Epithel über und dieses in das der Schaltstücke.



Fig. 508. Nierenpyramide im Querschnitt. Exstirp. Niere. Erlickis Flüssigkeit mit Eisessigzusatz. Mallorys Bindegewebsfärbung. *C* Kapillaren; *DK* dicker, *DN* dünner Schenkel der Henleschen Schleifen; *S* Sammelrohr. V. 320.

Die Zellen entbehren der basalen Auffaserung und der seitlichen Kannelierung (Fig. 506); sie sind von mehr unregelmäßiger oder polyedrischer Form, weniger gekörnt, daher auch weniger färbbar. Das Epithel der Schaltstücke enthält im frischen Zustande reichliche Kriställchen.

Das Epithel der Sammelröhren endlich ist kubisch (Fig. 505), die Zellen grenzen sich deutlich gegeneinander ab, sind durch Schlußleisten verbunden und durchsichtig. In den dickeren Sammelröhren (Fig. 507, *3*) nimmt dieses Epithel an Höhe zu, um in den Ductus papillares zu einem 20—24 μ hohen, einfachen Zylinderepithel zu werden.

Die gewundenen Harnkanälchen besitzen eine deutliche differenzierte Membrana propria, die an frischen Objekten leicht als glasartig durchsichtiges, homogenes Häutchen oder als Schlauch isoliert werden kann. Vielfach ist eine faserige Struktur

dieser Membranen beschrieben worden, von der es aber fraglich ist, ob sie nicht erst infolge der Reagensbehandlung auftritt oder auf die anliegenden feinen Fäserchen (Gitterfasern) des spärlichen Zwischengewebes zurückzuführen ist. Innen liegt der homogenen Membran eine dünnste Schicht auf, welche eine sehr regelmäßige, überaus feine, zirkuläre Streifung zeigt (B. v. Frisch) (Fig. 509).



Fig. 509. Membrana propria eines Harnkanälchens vom Menschen. Durch Zerzupfen in $^3/_4$ % NaCl isoliert. Deutliche Basalreifen, bei *a* im optischen Durchschnitt; *b* äußere Glashaut. V. 500. (Nach B. von Frisch.)

Die geraden Kanälchenabschnitte besitzen eine Membrana propria, die nicht so leicht zu isolieren ist; ebenso die Papillargänge.

Zwischen den Gefäßen und Harnkanälchen findet sich normalerweise nur ein sehr spärliches Bindegewebe. Es stellt, neben vereinzelten Fäserchen, die den Charakter von Gitterfasern besitzen, im wesentlichen ein zartes Häutchenwerk von flachen Zellen mit membranösen, oft ausgezackten Flügeln, die anastomosieren, dar und ist an ausgepinselten Schnitten gut zu sehen.

Deutliches fibrilläres Bindegewebe findet man nur in Begleitung der größeren Gefäße. Reichlicher und mehr nach Art eines Gallertgewebes entwickelt, ist das Bindegewebe im unteren Teile der Pyramiden und in den Papillen.

Die Lymphgefäße der Niere sind teils oberflächliche Netze in den Kapsel, die mit der Lymphgefäßen benachbarter Organe (Nebenniere, Hoden, Leber) zusammen hängen, teils tiefe, die im interstitiellen Bindegewebe zwischen den Harnkanälchen ihren Ursprung nehmen, jedoch nicht als geschlossene, deutliche Kapillaren[1]), sondern in Spalträumen, die sich bei künstlichem Ödem mit Flüssigkeit füllen, welche die Harnkanälchen auseinander drängt.

Die tiefen Lymphgefäße hängen mit den oberflächlichen zusammen und verlassen mit den Blutgefäßen den Hilus.

Nerven kommen reichlich vor. Sie stammen teils aus sympathischen Geflechten, die auch viele markhaltige Fasern und im Hilus Ganglienzellen enthalten. Sie umgeben die arteriellen Verzweigungen mit reichlichen Geflechten für die Muskulatur, besitzen aber auch sensible Endäste. Feinste Geflechte dringen auch zwischen die Harnkanälchen, wo sie teils epi-, teils hypolemmal, auch an den Glomerulis, endigen.

Die abführenden Harnwege.

Auf die freie Fläche der Papillen geht das Zylinderepithel der Ductus papillares als solches über, teils wird es schon zu einem zweischichtigen Zylinderepithel, das manchmal sogar am Umschlagsrand auf die Wandung der Kelche zu verfolgen ist, hier aber bald in das typische Übergangsepithel der Harnwege übergeht, welches S. 76 besprochen wurde.

In der Wand der Kelche und des Nierenbeckens tritt auch glatte Muskulatur auf in Form lockerer, zunächst zirkulärer Geflechte um die Papillen, denen sich bald innere Längszüge anschließen. Die Muskeln sind, wie im ganzen Urogenitaltrakt, von viel Bindegewebe durchsetzt. Auf die Muskeln folgt eine, von zahlreichen Fettzellen durchsetzte Faserhaut.

1) Von mancher Seite werden solche angenommen (Kumita). Sie sollen auch in die Glomeruli eintreten. Die weitmaschigeren Kapillarnetze der Marksubstanz umspinnen Schleifen und Sammelröhren und fließen in besondere bogenförmig verlaufende und stark geschlängelte Gefäße an der Grenze zwischen Mark- und Rindensubstanz, welche längs der Vasa arciformia in den Hilus gelangen.

Im Harnleiter oder Ureter (Fig. 510) tritt zu den zirkulären und inneren, longitudinalen Fasern im unteren Drittel noch eine äußere Längsschicht von Muskeln hinzu, welche kurz vor der Einmündung in die Harnblase die sog. Ureterenscheide bildet. Beim Durchtritt durch die Blasenwand besitzen die Harnleiter nur eine selbständige Längsfaserschichte.

Die Schleimhaut, welcher das Epithel ohne Basalmembran aufsitzt und die eine Sonderung in Mucosa und Submucosa nicht erkennen läßt, erhebt sich im kontrahierten

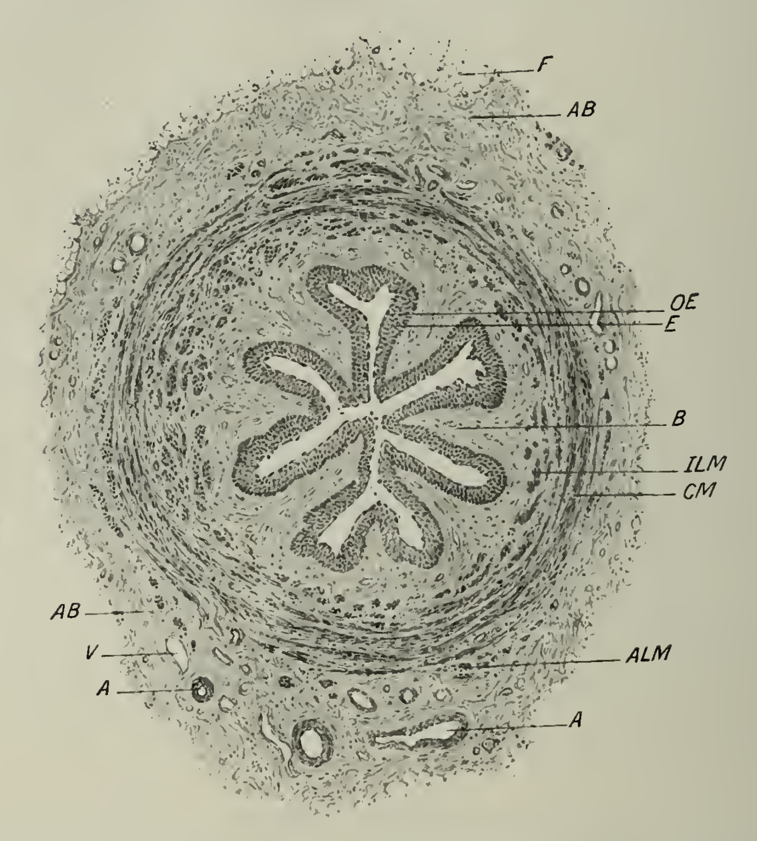


Fig. 510. Querschnitt durch den stark kontrahierten Harnleiter eines Hingerichteten. Zenkers Flüssigkeit. *A* Arterien; *AB* adventitielles Bindegewebe; *ALM* äußere Längsmuskelbündel; *B* Schleimhautstroma; *CM* zirkuläre Muskelbündel; *E* tiefe Lage des Epithels; *F* Fettgewebe; *ILM* innere Längsmuskelbündel; *OE* oberflächliche Epithelzellen (teilweise abgefallen in der Lichtung); *V* Vene. V. 30.

Harnleiter in feinen Fältchen, die sich hoch in das vielschichtig erscheinende Epithel einschieben. Da mit diesen Falten oft auch Teile des dem Epithel dicht anliegenden Kapillarnetzes in das Epithel geraten, kann an Schnitten der Anschein entstehen, als ob das Epithel vaskularisiert wäre.

Drüsen fehlen; doch sind tiefliegende, knospenartige Epitheleinsenkungen zwischen Bindegewebsfalten für solche gehalten worden. Dagegen können zystische Hohlräume im Epithel vorkommen.

Außen wird der Ureter von einer Faserhaut umschlossen.

Die Harnblase besitzt dasselbe Epithel wie der Ureter. Die oberflächlichen Deckzellen sind durch mehrfache Kerne ausgezeichnet. Diese bilden in den Zellen

der kontrahierten Blase oft ganze Haufen, die durch Zerschnürung auf amitotischem Wege entstanden sind.

Die Propria besteht aus lockerem Bindegewebe mit elastischen Fasern und enthält ganz oberflächlich gelegene, reichliche Kapillarnetze, an der Oberfläche der Muskelschichte Lymphgefäßnetze und reichliche Nervengeflechte mit eingestreuten Ganglienzellen. Die Arterien treten gegenüber den vorwiegend ausgebildeten Venennetzen zurück. An einigen Stellen teilt eine dünne Lage glatter Muskelfasern die Schleimhaut in eine oberflächliche Mucosa und in eine tiefere Submucosa.

Die Muskulatur ist sehr kräftig und im allgemeinen in drei Schichten angeordnet: einer inneren und äußeren mehr longitudinalen und einer mittleren, mehr spiralen.

Im Bereich des Blasendreieckes kommen gelegentlich vereinzelte Drüschen vor, wie sie regelmäßig in der Harnröhre sich finden.

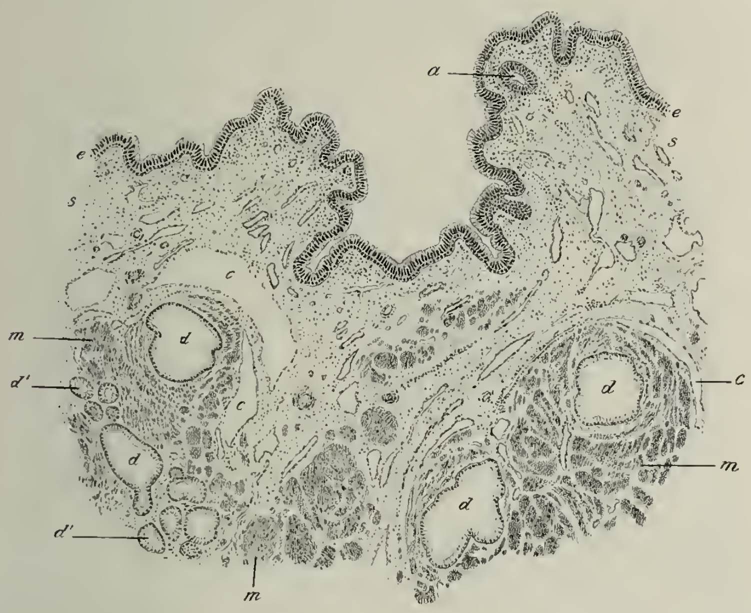


Fig. 511. Teil eines Querschnittes durch die Pars cavernosa urethrae vom Erwachsenen. Müllers Flüssigkeit. *a* Lakune am Durchschnitt; *c* Venen; *d* Durchschnitte weiter, *d'* engerer Drüsenschläuche; *e e* Zylinderepithel; *m* glatte Muskelbündel des kavernösen Gewebes; *s s* Propria mit (leergelassenen) Bluträumen. V. 30. (v. E.)

Die äußere Faserhaut wird im oberen Teil der Harnblase vom Peritoneum überzogen, das hinten weiter herabreicht als vorn.

Adenoides Gewebe findet sich in den ableitenden Harnwegen in der Regel nicht; nur ausnahmsweise ist das Vorkommen vereinzelter Knötchen beobachtet worden.

Die Harnröhre besitzt beim Weibe, wie beim Manne, sehr wechselnde Epithelverhältnisse in den verschiedenen Abschnitten, die außerdem noch individuelle Unterschiede zeigen.

Im Anfangsteil, beim Manne in der Pars prostatica bis in die membranacea hinein, greift noch meist das Epithel der Harnblase über, das dann einem geschichteten und endlich einem mehrreihigen (Fig. 511), stellenweise einfachen Zylinderepithel Platz macht[1]). Die äußere Mündung und die Fossa navicularis wird in der Regel von

1) Nach Lichtenberg kleidet den proximalen Teil der Harnröhre, der entodermalen Ursprunges ist, ein zweihreihiges, den distalen, ektodermalen Teil — von der Einmündung der Cowperschen Drüsen (siehe S. 433) nach vorne — ein mehrreihiges Epithel aus.

einem geschichteten Pflasterepithel ausgekleidet, das einer papillentragenden Schleimhaut aufsitzt, während sonst Papillen in den ableitenden Harnwegen fehlen.

Inseln von Pflasterepithel kommen aber beim Manne oft schon im kavernösen Teile vor, ja in einzelnen Fällen kann die ganze Harnröhre Pflasterepithel zeigen; so auch beim Weibe.

Dieses Epithel enthält, besonders in der Pars prostatica beim Manne, oft reichlich Cystchen, mit einer kolloidartigen Masse oder Gerinnsel als Inhalt.

Die Schleimhaut zeigt zahlreiche Buchten und Gruben (Lacunae Morgagni), die sich in röhrenförmige Gänge verlängern, in welche auch drüsige Bildungen, die sog. Urethraldrüsen oder Littreschen Drüsen einmünden.

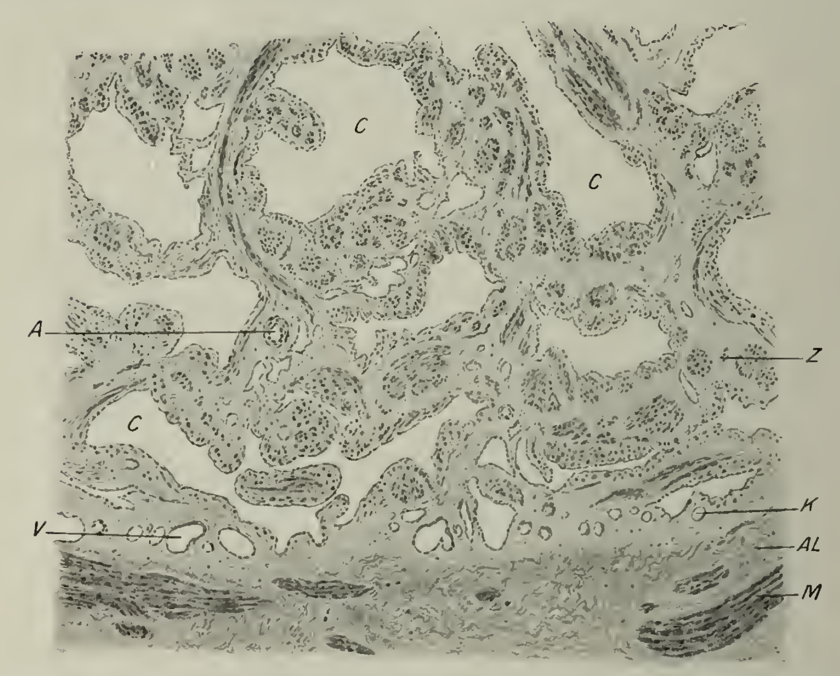


Fig. 512. Aus einem Querschnitt durch das Corpus cavernosum urethrae des Mannes. Zenkers Flüssigkeit, *A* Arterie; *AL* Tunica albuginea; *C* kavernöse Bluträume (leer gelassen); *K* Kapilaren des Rindennetzes; *M* glatte Muskelbündel der Albuginea; *V* Venen des Rindennetzes; *Z* Balkengewebe mit glatten Muskeln und Kapillaren am Durchschnitt. V. 70.

Diese sind vielfach verzweigte Gänge von rundlichem Querschnitt, welche teilweise von demselben mehrreihigen Zylinderepithel ausgekleidet werden, wie es sich an der Oberfläche findet. Im Verlaufe dieser Gänge finden sich aber seitliche Ausbuchtungen, Gruppen von alveolenartigen Bildungen, welche von einer einfachen Lage heller, zylindrischer Zellen, die Schleimreaktion zeigen, ausgekleidet sind.

Es handelt sich also gewissermaßen um endoepitheliale Drüsen im Innern von Gängen, die mit Oberflächenepithel ausgekleidet sind. Vereinzelte Schleimzellen oder Gruppen von solchen kommen aber auch im Oberflächenepithel der Harnröhre vor. Beim Manne finden sich diese lakunären Gänge besonders an der dorsalen Seite. Nahe der Harnröhrenmündung können solche Gänge oft eine Länge von mehreren Zentimetern erreichen und werden als juxtaurethrale Gänge (doppelte Harnröhre) bezeichnet. Im allgemeinen muß man mehr in der Tiefe gelegene, größere solche Urethraldrüsen von den kleineren, dicht unter dem Epithel gelegenen Drüschen und

blindsackartigen Enden der Falten unterscheiden. Erstere sollen nur im distalen Teil der Harnröhre, letztere über die ganze Pars cavernosa verstreut vorkommen (Lichtenberg).

Die Propria der männlichen Harnröhre besteht aus einem lockeren, ziemlich verschieblichen, fettlosen Bindegewebe, welches reichlich elastische Fäserchen und auch glatte Muskelfasern, besonders längsverlaufende, enthält.

Sie besitzt unter dem Epithel ein reiches Kapillarnetz, das in einen Plexus weiter, muskelloser Venen übergeht.

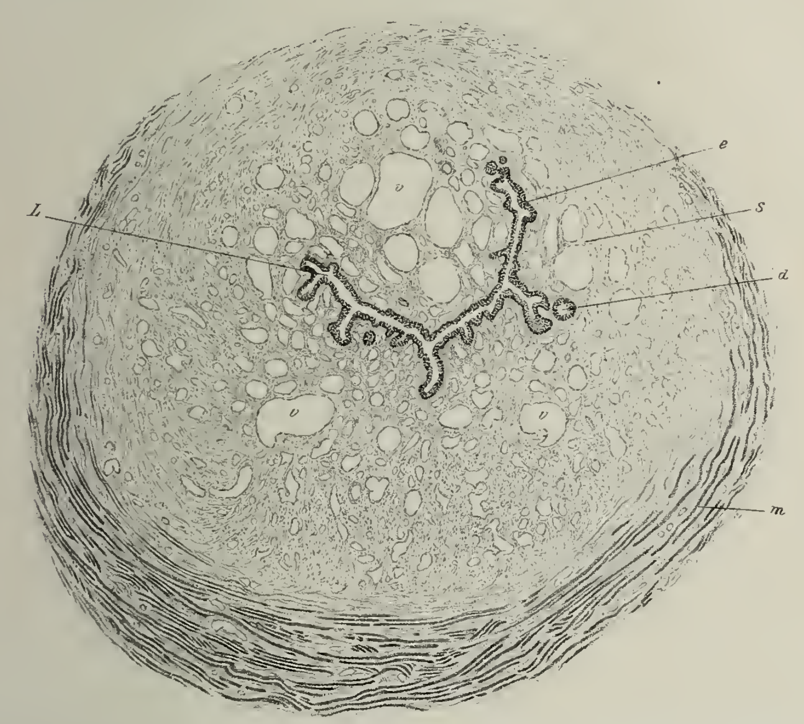


Fig. 513. Querschnitt durch eine weibliche Harnröhre. Pikrinsublimat. *L* Lichtung der Harnröhre; *d* drüsenartige Lakunen; *e* Epithel; *m* quergestreifte Muskelbündel des Musc. urethralis; *s* Propria mit zahlreichen kleinen und größeren Venenräumen *v* (Corpus spongiosum, Kobelt). Die dunkleren Partien der Propria entsprechen zarten Zügen glatter Muskeln. V. 10. (v. E.)

In der Pars membranacea wird die Schleimhaut von quergestreiften Muskelfasern, Teilen des Diaphragma urogenitale, umgeben.

Der größte Teil der männlichen Harnröhre ist in das Corpus cavernosum urethrae eingelagert. Im Bereich dieser Pars cavernosa gehen die tieferen Venenplexus allmählich in das Schwellgewebe über, indem zwischen den weiter werdenden Venen immer mehr glatte Muskelfasern auftreten.

Das Schwellgewebe (Fig. 512) besteht aus Balken und Blättern, die sich aus derbem Bindegewebe mit elastischen Fasern aufbauen, auch reichliche Muskelbündelchen enthalten und zu einem schwammartigen Maschenwerk vereinigt sind, dessen Lücken unregelmäßige, untereinander kommunizierende Venenräume (Lakunen) darstellen.

Dieses Schwellgewebe geht an der Oberfläche in eine muskelarme Zone mit engeren, röhrenförmigen Gefäßen über. Diese bilden ein oberflächliches Rindennetz aus Kapillaren und ein tieferes aus weiteren Venen, in welche direkt kleine Arterien

einmünden. Aber auch in die kavernösen Räume münden direkt kleine Arterien, die oft knäuelförmig gewunden sind (A. helicinae), ein, und zwar im hinteren Teil des Corpus cavernosum und im Bulbus urethrae. Sie besitzen klappenförmige Wülste im Innern, welche einen zeitweiligen Verschluß bewirken können. Der Schwellkörper wird an der Oberfläche von einer derben, fibrösen Haut, der Albuginea, umschlossen. Sie besteht aus sehnenartigen Bündeln, die von elastischen Fasern umsponnen werden und zwischen denen an der Innenseite auch glatte Muskelfasern vorkommen.

Die männliche Harnröhre nimmt auch die Endstücke der Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates und einer Reihe von Drüsen auf, die nicht dem Harnapparat angehören.

Beim Weibe ist ein Corpus cavernosum urethrae nicht vorhanden, dagegen findet sich ein reichliches, muskelloses Venennetz (Corpus spongiosum Kobelt) (Fig. 513). In der Tiefe treten auch glatte, vorwiegend zirkuläre Muskelfasern auf, denen sich oberflächlich auch quergestreifte beimengen.

Dieses Gewebe wurde im Gegensatz zum erektilen auch als kompressibles (Henle) bezeichnet.

Der männliche Geschlechtsapparat.

1. Die männliche Keimdrüse (Hode, Testis) (Fig. 514) wird von einer weißlichen, derben Faserhaut, der Tunica albuginea, überzogen[1]), welche außen fest mit dem serösen Überzug verwachsen, demnach von Peritonealepithel bedeckt ist, während sie sich innen zur Verbindung mit den Samenkanälchen etwas auflockert oder von Stelle zu Stelle scheidewandartig in den Hoden eindringt.

Die Albuginea besteht aus dicht verfilzten, leimgebenden Faserbündeln mit elastischen Fasern dazwischen; glatte Muskelzellen fehlen in der Regel, kommen aber in der Nähe des Nebenhodenansatzes in den tieferen Lagen der Albuginea reichlich vor.

Die Albuginea bildet dort, wo der Nebenhoden mit dem Hoden in Verbindung tritt, eine stark verdickte, kammartige Erhebung in das Innere des Hodens, das Mediastinum testis oder Corpus Highmori. Von ihm gehen zahlreiche, bindegewebige Scheidewände, die Septula testis, bis zur gegenüberliegenden Innenfläche der Albuginea und zerlegen den Hoden in läppchenartige Abteilungen von pyramidenförmiger Gestalt, deren Basis der Oberfläche zugewendet, während ihre Spitze im Mediastinum gelegen ist.

In diesen Hodenläppchen (Lobuli testis) sind die wesentlichen Teile der Keimdrüse, die Kanälchen, in denen die Samenfäden gebildet werden, die Tubuli seminiferi, Samenkanälchen, enthalten. Es sind ziemlich (0,1—0,2 mm) dicke, vielfach gewundene, wiederholt verästelte und meist blind endigende, teilweise auch schlingenförmig zusammenhängende Röhrchen, die sich leicht aus dem frischen Hoden auf lange Strecken herausziehen lassen. Die Gesamtlänge eines solchen Samenkanälchens beträgt 30—70 cm.

Betrachtet man es im frischen Zustande unter dem Mikroskope, so läßt es an der Oberfläche eine durchsichtige, faserig-lamelläre Grenzschichte, die Membrana propria (Fig. 515), erkennen, während der körnig erscheinende Inhalt von dunklen, unregelmäßig eckigen Flecken, Körnergruppen von gelblich-bräunlicher Farbe, welche die rostgelbe Färbung des frischen Hodenparenchyms bedingen, durchsetzt erscheint.

Jedes Hodenläppchen wird von einer großen Anzahl solcher gewundener Kanälchen gebildet. Diese münden dann mit einem kurzen, geraden Endstück (Tubulus rectus)

---

[1]) Über die anderen, äußeren Hüllen siehe die Lehrbücher der Anatomie.



Fig. 514. Hoden und Nebenhoden eines Knaben am Längsschnitt. Pikrinsublimat. A Albuginea; C Schweif des Nebenhodens mit Durchschnitten des Nebenhodenganges; K Kopf des Nebenhodens; L Hodenläppchen; M Mediastinum testis (Corpus Highmori) mit dem Hodennetze (letzteres dunkel); Ü Übergang des Hodennetzes in die Ductuli efferentes; s Septula testis. V. 6. (v. E.)

in ein Netz von Kanälchen, das in das Mediastinum eingegraben ist (Hodennetz, rete testis Halleri) und von kubischem bis plattem (selten zylindrischem) Epithel ausgekleidet wird. Aus ihm entwickeln sich die Ductuli efferentes des Nebenhodens, die sich zum Kanal des Nebenhodens vereinigen.

Die leichte Isolierbarkeit der Samenkanälchen beruht auf dem Vorhandensein eines nur zarten und spärlichen Bindegewebes zwischen ihnen, welches der Träger der Blut- und Lymphgefäße, sowie der Nerven ist. Weiter enthält es protoplasmareiche, polygonale bis rundliche Zellen, welche besonders längs der Blutgefäße epithelartig angeordnet sind und als interstitielle Hodenzellen bereits besprochen wurden (S. 327).

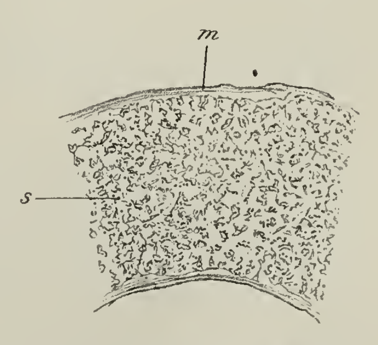


Fig 515. Stück eines frisch in $^3/_4$% NaCl isolierten Samenkanälchens vom Menschen. *m* Membrana propria; *s* dunkle Flecken von den Fettkörnchen der Sertolischen Zellen herrührend. V. 140. (v. E.)

Feinerer Bau der Samenkanälchen. Spermiogenese.

Die Membrana propria der Kanälchen besteht aus einer inneren, glashellen strukturlosen Haut (Fig. 516) von elastischer Natur, welche außen durch einige Schichten von leimgebenden und elastischen Fäserchen verstärkt wird, zwischen denen platte, Endothelzellen ähnliche Gebilde liegen.

Dieser Membran sitzt innen das spezifische Epithel auf, welches zweierlei, wesentlich verschiedene Zellen enthält: 1. die Epithelzellen (Stütz- und Nährzellen)

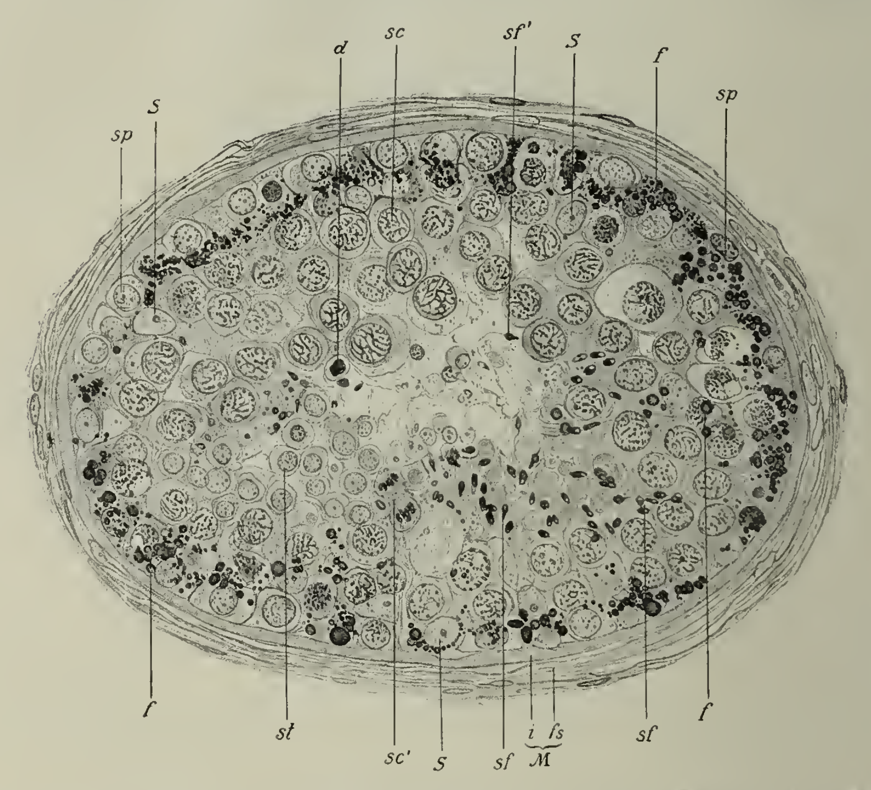


Fig. 516. Ein Samenkanälchen vom Hingerichteten im Querschnitt. Hermanns Flüssigkeit. Safranin. *M* Membrana propria; *S* Kerne von Sertolischen Zellen; *d* Zellkern in Degeneration; *f* osmierte Fettröpfchen in den Sertolischen Zellen, *fs* äußere faserige, *i* innere homogene Schicht der Membrana propria; *sc* Spermatozyten; *sc'* Spermatozyten in Mitose; *sf* fast reife, *sf'* abgestoßene Samenfäden; *sp* Spermatogonien; *st* Spermatiden. V. 480. (v. E.)

oder Sertolischen Zellen, welche die Innenfläche wie ein zusammenhängender Belag bedecken und unmittelbar nichts mit der Samenbildung zu tun haben und 2. zwischen und nach innen von diesen mehr zylindrischen Zellen, meist mehrere Lagen rundlicher Zellen, die eigentlichen Samenzellen.

Die Sertolischen Zellen besitzen eine abgestutzte Basis, die im Profil als glänzender Saum (Fußplatte) erscheint und mit welcher sie der Membrana propria aufsitzen; dann einen Körper von prismatischer Gestalt, der aber manchmal auch verästelt ist und dessen innerster Abschnitt ein längsstreifiges, körnchenfreies Protoplasma besitzt. Der Kern ist bläschenförmig, d. h. chromatinarm, mit deutlicher Kernmembran versehen, besitzt ein glänzendes Kernkörperchen und läßt niemals Teilungserscheinungen erkennen. Um den Kern und nach außen von ihm enthält das Protoplasma die stark

glänzenden, gelblichen bis bräunlichen, fettartigen Körner, welche bei Betrachtung des frischen Samenkanälchens die oben besprochenen, dunklen Flecken verursachen. Es handelt sich teils um Lipoid, teils auch um Gebilde eiweißartiger Natur.

Die Samenzellen zeigen sehr verschiedene Erscheinungsformen, welche alle durch wiederholte mitotische Teilung aus einer Ursamenzelle oder Spermatogonie hervorgehen.

Die Spermatogonien sind kleine, runde, stets pigmentfreie Zellen mit einem, meist ovalen, chromatinreichen Kern; sie liegen zu äußerst, in der Wandschicht, bei Tieren stets in die Fußplatten der Sertolischen Zellen eingedrückt.

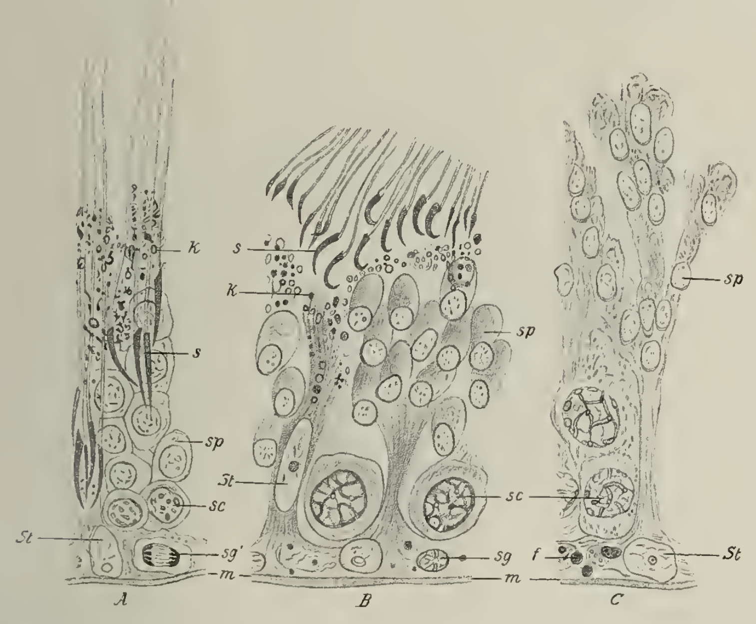


Fig. 517. Segmente von Querschnitten durch Samenkanälchen der Ratte. Flemmings Gemisch. Safranin. *A* Stadium der beginnenden Abstoßung der Samenfäden; *B* vollendete Abstoßung; *C* Bildung von Spermatodesmen. *St* Kerne Sertolischer Zellen; *f* Fettropfen; *k* Fett- und tingible Körnchen; *m* Membrana propria; *s* Samenfäden, *sc* Spermatozyten, in *B* und *C* bedeutend herangewachsen; *sg* Spermatogonie; *sg'* in Teilung; *sp* Spermatiden, in *B* bereits im Beginne der Umwandlung zum Spermatosom, in *C* mit der Sertolischen Zelle zur Spermatodesme sich verbindend. V.540. (v. E.)

Sie teilen sich mitotisch, wobei eines ihrer Teilungsprodukte nach innen rückt und zu einer großen Rundzelle, der Spermatozyte I. Ordnung, heranwächst. Diese teilt sich wieder mitotisch und läßt so zwei Spermatozyten II. Ordnung entstehen, welche sich nach einem kurzen Ruhestadium sofort wieder teilen und so vier Tochterzellen, die Spermatiden, erzeugen, welche sich dann unmittelbar in die Spermatozoen (Spermatosomen, Spermien[1]) umwandeln.

Man kann demnach die Hauptphasen der Samenentwicklung als eine solche des Wachstums, eine der Teilung und eine der Umwandlung bezeichnen.

1) In neuerer Zeit werden vielfach die von Spermium abgeleiteten gekürzten Bezeichnungen: Spermiogonie, -zyte, -blast, -som und -genese gebraucht (Auerbach, Waldeyer); Spermium soll den reifen Samenfaden bedeuten.

Die Spermatogenese im menschlichen (und in manchen tierischen Hoden, wie beim Stier, Schwein, Hund) verläuft etwas unregelmäßig, so daß man stets mehrere verschiedene Entwicklungsstadien nebeneinander sehen kann, was die sichere Aneinanderreihung der aufeinander folgenden Entwicklungsstadien erschwert. Dagegen verläuft die Spermatogenese bei der Ratte wellenförmig geordnet in der Längsrichtung der Samenkanälchen, und zwar auf einer Strecke von 32 mm, von der Teilung der Spermatogonien angefangen, bis zur Abstoßung der reifen Spermatozoen. Da außerdem bei der Ratte die Samenkanälchen parallel zur Längsachse des Hodens angeordnet sind, erhält man an Querschnitten durch den Hoden auch reine Querschnitte durch die Samenkanälchen, deren Epithel dann in den benachbarten Kanälchen verschiedene, in einzelnen Kanälchen ringsum nahezu[1]) die gleichen Entwicklungsphasen der Samenzellen aufweisen, außerdem von außen nach innen in der Regel vier verschiedene Generationen erkennen lassen. Daher eignet sich der Rattenhoden besonders zum Studium der genealogischen Zusammenhänge der Samenzellen.

Die feineren Vorgänge gestalten sich, hauptsächlich nach Untersuchungen am Rattenhoden, kurz zusammengefaßt, folgendermaßen: Die Spermatogonien (Fig. 517),



Fig. 518. Wie Fig. 517. Spermatozytenteilung. *sb* Spermatodesmen mit in Entwicklung begriffenen Spermatosomen; *sc* Spermatozyten vor der Teilung; *sc'* erste Teilung; *sc''* Spermatozyten II. Ordnung; *sc'''* zweite Teilung, aus der die Spermatiden hervorgehen. (v. E.)

welche neben dem chromatinreichen, mit Kernkörperchen versehenen Kerne eine kleine Sphäre mit Diplosom im Protoplasma besitzen, rücken etwas von der Wandschicht ab und treten zu der Zeit in das Stadium der Mitose, als zu innerst eine reife Spermiengeneration abgestoßen wird.

Während eine Tochterzelle wieder nach außen rückt und zur ruhenden Spermatogonie wird, wächst die andere, durch die Zwischenstufen der Übergangsspermatogonie, der kleinen und mittelgroßen Spermatozyte, heran zu einer großen, teilungsreifen Spermatozyte. Diese besitzt zunächst einen Kern mit ziemlich dichtem, dann lockerer werdendem Fadenknäuel, weshalb die Zellen, frisch mit Essigsäure untersucht, grob granuliert erscheinen (Henle). Außerdem besitzt der Kern ein oder zwei Kernkörperchen, die bald verschwinden, während ein schwach färbbarer, linsenförmiger Intranuklearkörper, der Kernmembran anliegend, sichtbar wird. Der kurz spindelförmige Protoplasmakörper enthält eine dichtere, kugelige Sphäre (Idiozom) mit einem

1) Die Phasen folgen sich nicht in geraden, sondern in flach ansteigenden Schraubenlinien.

Doppelzentriol in der Mitte. Die Chromatinfäden wandeln sich in etwa 12—16 ring- bis schleifenförmige Chromosomen um, und es findet unter Lösung der Kernmembran und des Intranuklearkörpers die erste Teilung statt (Fig. 518), indem sich eine kräftige Spindel mit deutlicher Polstrahlung und mit Mantelfasern entwickelt. Diese Teilung ist eine heterotypische, indem vor oder während der Anaphase sich die Chromosomen spalten, so daß die entstehenden Tochterzellen die gleiche Anzahl von Chromosomen besitzen, wie die Mutterzelle.

Diese Tochterzellen sind die Spermatozyten II. Ordnung oder Prospermatiden. Sie sind kleiner als die Spermatozyten I. Ordnung, ihr Kern läßt Kernkörperchen und Intranuklearkörper vermissen, und im Protoplasma treten, außer dem wieder auftauchenden Idiozom, ein oder mehrere, stark färbbare, basophile Kügelchen, die sog. chromatoiden Nebenkörper auf.

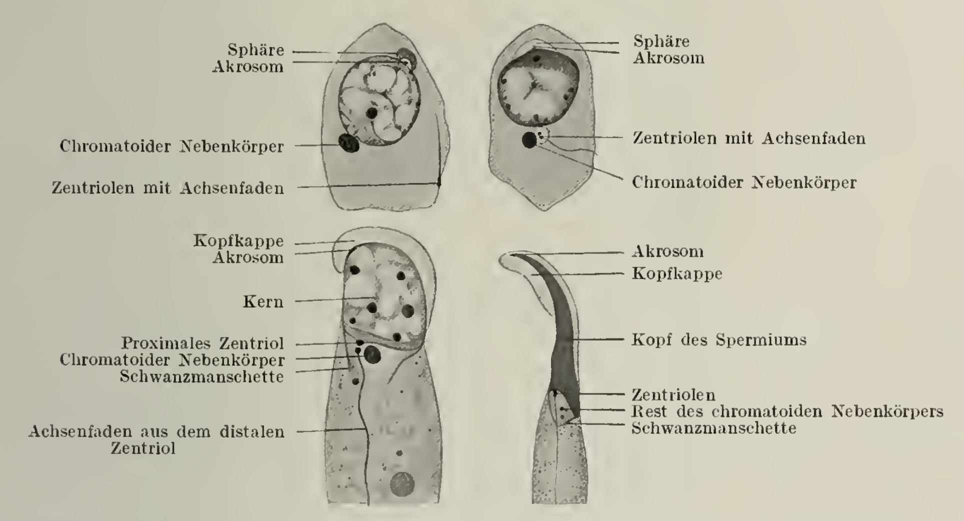


Fig. 519. Vier Umwandlungsstadien einer Spermatide zum Spermatosom von der Ratte. (Nach v. Lenhossek.)

Diese Zellen schicken sich bald wieder zur Teilung an, wobei die Spindelpole bis ganz an die Zelloberfläche reichen[1]), die mitotische Figur viel kleiner und die Teilung eine homoiotypische ist, indem die Tochterzellen die Hälfte der Chromosomen, also acht enthalten. Es ist also mit dieser zweiten Teilung eine Reduktion des Chromatins verbunden, ein Vorgang, der ein Analogon bei Teilung der Eizelle in der sog. Richtungskörperbildung findet (vgl. S. 66).

Die Teilungsprodukte werden zu kleinen, ruhenden Zellen, den Spermatiden. Sie sind durch einen zunächst stark färbbaren, bei Essigsäurewirkung glatt erscheinenden, kugeligen Kern ausgezeichnet und besitzen im Protoplasma außer dem Idiozom den chromatoiden Nebenkörper.

Die Spermatiden treten nun in die Umwandlungsperiode. Sie liegen in mehreren Schichten, am weitesten von der Kanälchenwand abgerückt, nach innen und verbinden sich gruppenweise (zu 12—16) mit dem inneren Ende einer Sertolischen Zelle so innig, daß sie mit dieser ein einheitliches, isolierbares Gebilde darstellen, den sog. Spermatoblasten[2]) oder Samenständer (v. Ebner). Diese Verbindung ist

1) In der Fig. 518 bei *sc'''* irrtümlich nicht so dargestellt.

2) Da man heute unter -blasten meist Bildungszellen versteht, wäre dieses Produkt der Vereinigung besser als Spermatodesme (von ἡ δεσμή, Bündel, Bund) zu bezeichnen.

offenbar für die weitere Ernährung und für das Wachstum der Spermatiden von wesentlicher Bedeutung; die Sertolische Zelle spielt die Rolle einer Amme für die mit ihr verbundene Spermatidengeneration.

Im Laufe ihrer Entwicklung rücken die sich differenzierenden Spermien immer tiefer in die Spermatodesmen hinein und sind an letzteren eigentümliche Stoffwechselvorgänge zu beobachten; die Fettkörnchen in den Sertolischen Zellen werden aufgebraucht, so daß sie aus ihnen verschwinden. In demselben Maße werden aber Fetttröpfchen sekundär in den Protoplasmaanhängen der reifenden Spermien sichtbar (Fig. 517 *A*), so daß man annehmen muß, daß das Fett in gelöstem Zustande in die

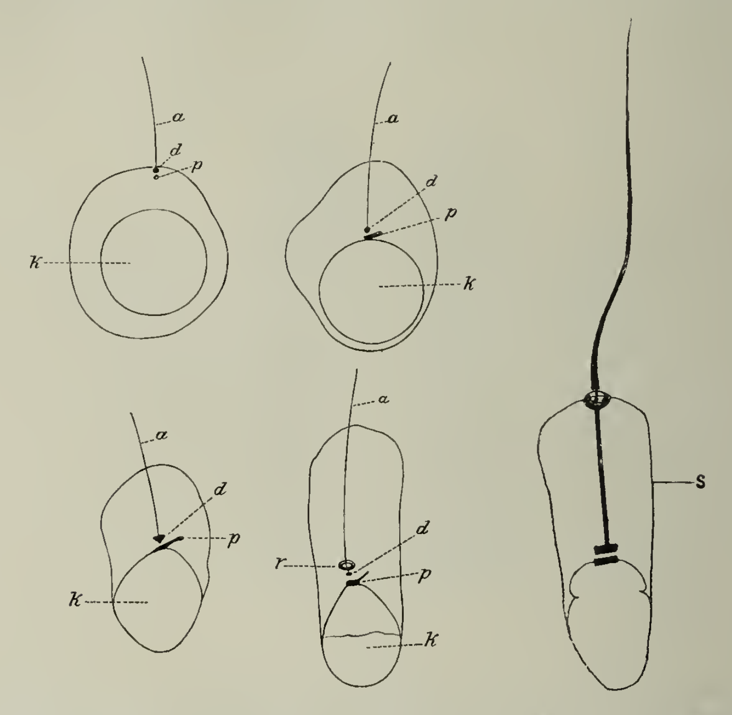


Fig. 520. Fünf aufeinanderfolgende Umwandlungsstadien einer Spermatide des Menschen nach F. Meves. *a* Achsenfaden; *d* distales Zentriol; *k* Kern (Anlage des Samenfadenkopfes); *p* proximales Zentriol; *r* Ring, aus dem distalen Zentriol abgespalten, der zum Schlußring wird; *s* Schwanzmanschette.

Lappen der Spermatodesmen gelangt und hier als körniges Fett ausgeschieden wird. Außer dem Fett machen sicher auch andere Stoffwechselprodukte diese Wanderung mit, wie das Auftreten zahlreicher basophiler Körnchen in den lappigen Anhängen der Spermatodesmen beweist.

Mit den reifen Spermien werden solche basophile, wie auch Fettkörnchen, mit abgestoßen, sekundär aber wieder von den Sertolischen Zellen resorbiert, so daß eine Rückwanderung des Fettes stattfindet.

Die Umwandlung der Spermatiden in die Spermien erfolgt in der Weise, daß die Kerne der ersteren zunächst eine eigentümliche Zerstreuung ihres Chromatins zeigen, so daß sie wie schlecht färbbare Blasen erscheinen (Fig. 519), an deren Innenwand nur spärliches Chromatin angelagert ist. Diese Kerne nehmen elliptische Form an und wandern im Zytoplasma peripheriewärts, so daß letzteres zu einem zentralwärts gerichteten, lappenförmigen Anhang des Kernes wird.

Die Zentriolen sind unterdessen aus dem Idiozom ausgewandert und ganz an die Oberfläche der Zelle gerückt, wo sie sich mit ihrem feinen Verbindungsfaden (Zentrodesmose) zunächst tangential, dann radiär zur Zellmitte einstellen. Aus dem peripher gelegenen, kleineren Zentriol wächst auch bald ein zarter Geißelfaden, die Anlage des Schwanzes des Spermiums, aus.

In der Mitte des Idiozoms tritt ein Bläschen und in dessen Zentrum ein kleines, oxyphiles Körnchen, das Akrosoma, auf. Das Bläschen umwächst als Kopfkappe die periphere Kernhälfte, während das Akrosom sich mit der Kernmembran verbindet und als Spitzenknopf die Spitze des späteren Samenfadens bezeichnet.

Die Zentriolen wandern von der Oberfläche an den zentralen Pol des nun schon langgestreckten Kernes, dessen Chromatin sich zu verdichten beginnt, heran; das größere verbindet sich mit der Kernmembran und wird zum Endknöpfchen der Spermie. Das distale teilt sich beim Menschen (Fig. 520) in ein Querstück, das ebenfalls dicht am Kopf liegen bleibt, und in einen Ring oder Halbring, welcher längs des Achsenfadens gegen das Lumen des Kanälchens, an das zentral gelegene Zellenende wandert und zum Schlußring des Verbindungsstückes wird. Bevor es diese Wanderung antritt, hat sich aus Fäden des Zelleibes ein Faserkorb um den Achsenfaden gebildet, der sich bald in ein geschlossenes, häutiges Rohr umwandelt, welches den Schwanzfaden an seinem Ursprung manschettenartig umgibt; es ist dies die sog. Schwanzmanschette, in welche auch der chromatoide Nebenkörper zu liegen kommt und mit der er bald zugrunde geht. Die Hüllen des Verbindungsstückes entstehen aus den Mitochondrien (Plastosomen) des Zytoplasma; der Rest des letzteren wird abgestoßen und gelangt durch die Sertolischen Zellen zur Resorption. Kleine Plasmamassen bleiben den Spermien noch anhaften und werden erst im Nebenhoden oder noch später abgestoßen. Die Hülle des Achsenfadens scheint ein Produkt dieses selbst zu sein.

Die völlige Ausreifung des Samens erfolgt erst in den ausführenden Hodenwegen, und auch die Beweglichkeit der Spermien tritt erst nach Beimengung der spezifischen Drüsensekrete des Nebenhodens, der Ampulle, der Samenblasen und der Prostata auf.

Die reifen Samenfäden des Menschen (Fig. 521) besitzen einen Kopf von elliptischer Form in der reinen Flächenansicht, der eine Länge von 3—5 μ besitzt. Seine vordere Hälfte ist abgeplattet, 1,8 μ dick, die hintere Hälfte verdickt (3,3 μ) und daher stärker lichtbrechend.

Im reinen Profil erscheint die vordere Hälfte wie ein schmales Stäbchen, während die hintere vorspringt, so daß eine birnförmige Gestalt entsteht. Dieser Kopf ist in seinem Inneren bis auf ein vakuolenartiges Gebilde vollkommen homogen, soll aber

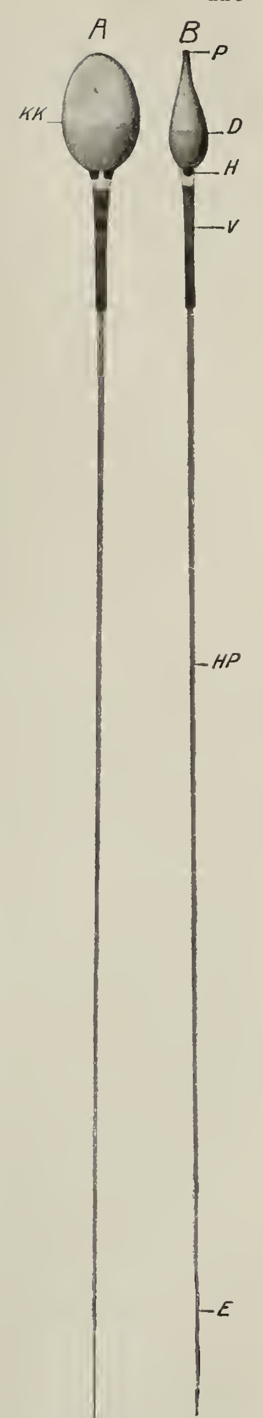


Fig. 521. Spermien vom Menschen. *A* Kopf von der Fläche, *B* im Profil. *D* verdicktes Hinterstück des Kopfes; *E* Endstück; *H* Halsstück mit Zentriol; *HP* Hauptstück; *KK* Rand der Kopfkappe; *P* Perforatorium; *V* Verbindungsstück. Vergr. über 4000. (Nach Retzius.)

eine zarte Zytoplasmahülle mit regelmäßig angeordneten Fadenstrukturen und eingelagerten Mikrosomen besitzen (Held 1916).[1] Er ist stark basophil, da er vorwiegend aus Nuklein und anorganischen Substanzen (Kalk, Phosphor) besteht, weshalb er beim einfachen Antrocknen seine Form wenig verändert. An den Kopf schließt der Hals und an diesen der 40—50 μ lange, fadenartige Schwanz an. Der Schwanz läßt ein vorderes Verbindungsstück von 6 μ Länge und etwa 1 μ Dicke erkennen, welches mit dem Hals zusammen auch als Mittelstück bezeichnet und von einem anscheinend eng spiralig aufgerollten Faden umhüllt wird. Dieser hat sich aus den Mitochondrien der Spermatide entwickelt und ist manchmal als eine Art Querstreifung am Mittelstück sichtbar. Letzteres wird durch einen eigentümlichen Schlußring gegen das nun folgende Hauptstück abgeschlossen.

Dieses besteht aus einem fibrillär gebauten Achsenfaden und einer zarten Hülle und schließt mit einem kurzen Endstück, welches dem nackt vorragenden Achsenfaden entspricht, ab.

Der Hals, welcher die Verbindung des Achsenfadens mit der Hinterfläche des Kopfes vermittelt, besteht aus zwei hintereinander gelegenen, platten Körpern, welche, wie der Schlußring aus den Zentriolen der Samenbildungszelle hervorgegangen sind und bei der Befruchtung eine wesentliche Rolle spielen. Aus ihnen gehen nämlich die Zentriolen für die erste Teilung des Eikernes hervor, da das reife Ei keine Zentriolen mehr besitzt.

Am reifen Spermium zeigt der Schwanz lebhaft schlagende und rotierende Bewegung, wodurch der Kopf passiv mit rotierender Bewegung energisch vorwärts bewegt wird. In der Kälte können die Spermien bis zu acht Tagen beweglich bleiben. Wasser und wässerige Flüssigkeiten heben die Beweglichkeit auf, wobei sich der Schwanz ösenartig einrollt. Kochsalzlösung von 0,5—1% erhält die Bewegung, sehr verdünnte Alkalien ($^1/_{10}$ ‰ KOH) oder dünne Zuckerlösung regen die schon zum Stillstand gekommene wieder an. Starke Alkalien lösen die Samenfäden auf, Metallsalze und Säuren ertöten die Bewegung, ebenso sehr rasch Harn und Scheidensekret.

Die Samenfäden der Tiere besitzen sehr verschiedene und oft stark abweichende Formen, so zwar, daß die Spezifität der einzelnen Tierart, die sich sonst nur in ihren Eiweißkörpern ausdrückt, in der Form der Samenfäden morphologisch zum Ausdruck kommt.

In den Fig. 522 und 523 sind eine Reihe von Spermien verschiedener Säugetiere und von Vertretern der niederen Tierklassen dargestellt, aus welchen die Spezifität der Form ersichtlich ist.

Der Kopf der Spermien, an dem man zweckmäßig ein Vorder- und Hinterstück unterscheidet, zeigt, neben der Mannigfaltigkeit der Form, oft eigentümliche Differenzierungen. So kann der vorderste Abschnitt des Vorderstückes, das Akrosoma oder Perforatorium, einen geraden Spieß mit Widerhaken (Fig. 523, *5*) oder einen gekrümmten Haken (Fig. 522, *3*) oder eine Beilschneide (*1, b*) darstellen.

Der Schwanz kann mit einer in zahlreiche, krausenartige Falten gelegten, undulierenden Membran, der Wellenmembran (Fig. 523, *5, 8*), versehen sein, in deren Rande ein fibrillär gebauter Randfaden enthalten ist, während ihre Basis noch einen Nebenfaden einschließen kann. Zwischen Haupt- und Nebenfaden kann sich noch eine Zwischenmembran, die man auch als Steuermembran bezeichnet, ausspannen.

Das Endstück kann endlich noch einen Endspieß tragen.

Eine ganz abweichende Form zeigt das Spermium des Pferdespulwurmes (Ascaris). Es stellt einen kernhaltigen Protoplasmakörper dar, welchem ein kristalloider Kegel aufzusitzen scheint (Fig. 523, *9*).

2. Die abführenden Hodenwege und ihre Anhangsdrüsen. Die gewundenen Samenkanälchen gehen im Mediastinum testis in das Rete testis über. Dieses

1) Neuestens beschreibt Marcus (1921) an ihm nach Untersuchungen in ultraviolettem Lichte einen »Randreifen«, von dem im vorderen Teil zwei »Querreifen« mit knotigen Verdickungen abgehen sollen, während das hintere Kopfende in einer schalenartigen Umhüllung, der »Becherhülse« sitzen soll, die nach vorne mit scharfem Rande aufhört. Außerdem soll von einer Verdickung des Randfadens nahe der Spitze der »Endplatte« ein das Innere durchziehender »Kopffaden« entspringen, der sich in einen »Halsfaden« fortsetzen soll.

ist ein Kanalwerk unregelmäßigster Art. Es ist ohne eine andere eigene Wandung als die seines Epithels eingegraben in das derbe, reichlich mit Gefäßen versehene Bindegewebe und besteht nur zum Teil aus drehrunden Röhren, meist aus unregelmäßig gestalteten, bald engen, bald weiten Spalträumen, die dann von Bindegewebs-

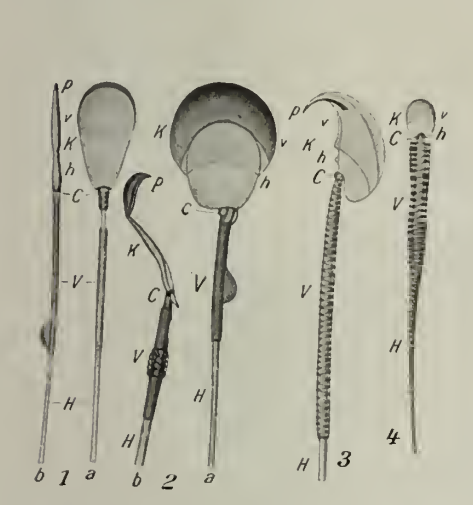


Fig. 522. Vorderteile von Spermien verschiedener Säugetiere nach G. Retzius. *1* Stier: *a* Flächen-, *b* Profilansicht. *2* Meerschweinchen: *a* Flächen-, *b* Profilansicht. *3* Maus. *4* Fledermaus (Vesperugo): *C* Hals; *H* Hauptstück; *K* Kopf; *V* Verbindungsstück; *h* Hinterstück; *p* Perforatorium; *v* Vorderstück.

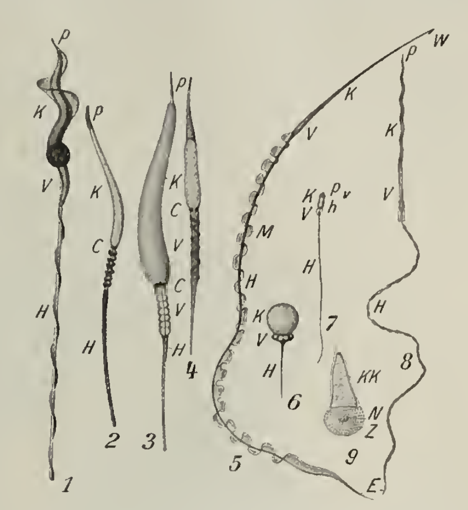


Fig. 523. Vorderteile von Spermien und ganze Spermien von niederen Wirbeltieren: *1* Fink; *2* Haushahn; *3* Schildkröte; *4* Chamaeleon; *5* Triton marmoratus; *6* Aalmutter (Zoarces, Knochenfisch); *7* Stör; *8* Rochen (Raja) und *9* Spermien vom Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala). *1—4* und *6* nach G. Retzius, *5, 7, 8* nach Ballowitz, *9* nach Van Beneden. *KK* Kristallkegel; *M* Wellenmembran mit Randfaden; *N* Kern; *W* Widerhaken; *Z* Protoplasmakörper; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 522. Die Figg. *5, 7, 8* schwächer vergrößert.

strängen durchzogen werden. Das auskleidende Epithel besteht aus einer einfachen Lage kubischer bis platter, selten zylindrischer Zellen, welche durch sehr unregelmäßige, vielfach gebuchtete, ja sogar zerschnürte Kerne ausgezeichnet sind.

Der Übergang der Hodenkanälchen in dieses Kanalnetz erfolgt plötzlich und manchmal, aber durchaus nicht immer, vermittelst eines geraden Kanalstückes (Tubulus rectus). Die Samenzellen verschwinden, und die Sertolischen Zellen schließen sich zu einem hohen Zylinderepithel zusammen, welches dann in das niedere des Rete übergeht.

Aus dem Rete gehen an einer beschränkten Stelle 7—15 Kanälchen, die Ductuli efferentes, hervor, deren jedes sich in vielfache Windungen legt und ein kegelförmiges Läppchen (Conus vasculosus) mit nach außen gerichteter Basis bildet; die Gesamtheit dieser Läppchen stellt den Kopf des Nebenhodens dar, an dessen hinterem, oberem Rande die Kanälchen zum Ductus epididymidis zusammenfließen. Dieser bildet, ebenfalls in enge Windungen gelegt, Körper und Schwanz des Nebenbodens und geht in den, anfangs gleichfalls gewundenen, dann gestreckt verlaufenden Ductus deferens über.

Die Epithelverhältnisse in diesen verschiedenen Kanalabschnitten gestalten sich sehr verschieden.

Die Ductuli efferentes (Fig. 524) gehen mit einer plötzlichen Erweiterung aus den Retekanälchen hervor, und ebenso unvermittelt geht das niedere Epithel der letzteren in ein Zylinderepithel über. Das Lumen der Kanälchen erscheint am Querschnitt unregelmäßig buchtig; zum geringen Teil durch einspringende Längsfalten, die

bei Füllung der Kanälchen ausgeglichen werden können, größtenteils aber durch grubige, rundliche Einsenkungen im Epithel selbst, unter denen die bindegewebige Begrenzungsmembran glatt wegzieht. Diese endoepithelialen Grübchen werden von mehr kubischen, helleren und teilweise flimmerlosen Zellen ausgekleidet, während sich zwischen ihnen verkehrt kegelförmige Gruppen von flimmernden Zylinderzellen erheben.

Wie besonders Flachschnitte durch dieses Epithel zeigen, entsprechen die Grübchen mit den sie begrenzenden Zellen endoepithelialen Drüsenblasen (vgl. S. 88 u. Fig. 88, *2*), deren Entwicklung allerdings individuell oder wahrscheinlich nach dem Funktionszustande, schwankt, da sie in manchen Nebenhoden sehr deutlich ausgebildet sind, in anderen fast zu fehlen scheinen. Die Zellen sind oft mit bräunlichen Körnchen erfüllt; an osmierten Präparaten erscheinen in manchen Kanalabschnitten gerade

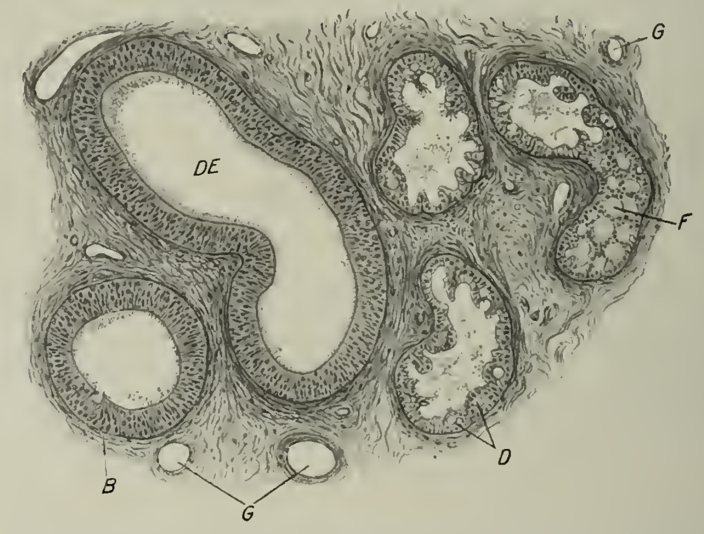


Fig. 524. Aus einem Schnitt durch den Kopf des Nebenhodens vom Hingerichteten. Übergang des Kopfes in den Körper. Zenkers Flüssigkeit. Rechts Ductuli efferentes, links (*DE*) Ductus epididymidis. *D* Drüsenartige Einsenkungen im Epithel, tangential getroffen; *F* Flachschnitt durchs Epithel; Drüsen quer. *B* Verdichtetes Bindegewebe, in dem weiter gegen den Schwanz des Nebenhodens glatte Muskelzellen auftreten; *G* Blutgefäße. V. 70.

die die Drüschen trennenden Flimmerepithelgruppen dicht mit geschwärzten Körnchen (Lipochrom) vollgepfropft, so daß die davon ganz oder fast freien Drüsengrübchen um so deutlicher hervortreten.

Unmittelbar um das Epithel findet man einige spärliche, konzentrische Lagen von Bindegewebslamellen, deren innerste als Membrana propria aufgefaßt werden kann. Die Blutkapillaren reichen oft bis dicht an das Epithel heran.

Ein viel regelmäßigeres Aussehen zeigen die Kanälchenquerschnitte des Ductus epididymidis (Fig. 524, *DE*). Sie besitzen ein kreisrundes Lumen, dessen innere Begrenzung parallel läuft der Membrana propria, welche weiter gegen den Ductus deferens aus einer zunehmenden Anzahl dicht gelagerter, kernreicher Bindegewebslamellen besteht, zwischen denen schließlich auch glatte Muskelzellen auftreten. Das Epithel ist höher, als in den Ductuli eff. und im wesentlichen ein zweireihiges Zylinderepithel mit einer Lage kleiner, basaler Zellen, deren kugelige Kerne in einer Reihe liegen und mit einer inneren Lage, zwischen ersteren bis an die Membrana propria reichender, hoher Zylinderzellen, deren stäbchenförmige Kerne oft gegeneinander verschoben sind; doch lassen sie einen zentralen, streifigen Teil des Zelleibes frei, in dem ein innerer Netzapparat beschrieben worden ist.

Das innere Zellende trägt eigentümliche, peitschenartige Haarbüschel von beträchtlicher Länge, welche wie ein Docht aus dem mittleren Teile der Zelloberfläche entspringen, keine Flimmerbewegung, aber auch keine Basalknötchen zeigen und als Stereozilien aufzufassen sind, die wahrscheinlich mit der sekretorischen Funktion dieser Zellen in Beziehung stehen. Das Protoplasma der Zellen enthält körnige Sekretvorstufen, welche ein verschiedenes Aussehen darbieten können.

Im Ductus deferens (Fig. 525) ändert das Epithel sein Aussehen, es nimmt an Höhe ab, verliert die geißelförmigen Aufsätze und wird zum zweireihigen Zylinder-

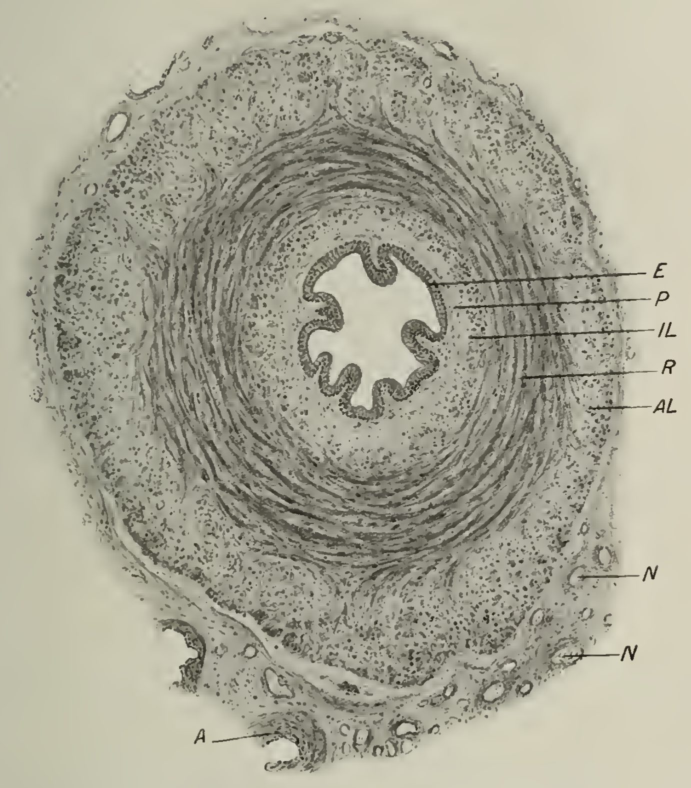


Fig. 525. Ductus deferens vom Hingerichteten im Querschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *A* Arterie; *AL* äußere Längsmuskeln; *E* Epithel; *IL* innere Längsmuskeln; *N* Nerven; *P* Propria der Schleimhaut; *R* Ringmuskeln. V. 30.

epithel, das einen Kutikularsaum erkennen läßt. Die Schleimhaut springt gewöhnlich in 4—6 Längsfalten gegen die Lichtung vor und ist durch eine auffallend starke Entwicklung des elastischen Gewebes ausgezeichnet, was auch für die folgenden Abschnitte, die Ampulle (Fig. 526) und die Samenblasen gilt. In allen diesen Teilen bildet das elastische Gewebe eine geschlossene, oft ziemlich dicke Lage der Schleimhaut, während in die sekundären Faltungen nur zartere Züge einstrahlen.

Die elastische Faserhaut bildet die Hauptmasse der Propria, und das Epithel sitzt ihr oft unmittelbar auf.

Nun tritt auch eine mächtige Muskelschichte auf, welche aus einer inneren, schwächeren, manchmal fehlenden und aus einer äußeren, starken Längslage, sowie aus einer mittleren Ringfaserschichte besteht.

Gelegentlich finden sich auch in der umgebenden Faserhaut, welche stärkere Gefäße und Nerven enthält, verstreute Längsbündel von Muskelfasern, aber auch ganz vereinzelte Ringfasern.

Diese glatten Muskelzellen, welche häufig Verdichtungsknoten zeigen, sind, wie im ganzen Genitaltrakte, durch reichliches Bindegewebe getrennt, was schon Kölliker erkannt hat, zur Zeit, als man noch von einer »Kittsubstanz« zwischen den Muskelfasern sprach.

Die Ampulle (Fig. 526) ist eine spindelförmige Erweiterung des Ductus deferens. Ihre Schleimhaut ist in zahlreiche Falten gelegt und bildet Buchten, von deren Grunde noch röhrenförmige, gewundene, oft reich verzweigte Gänge sich in die Tiefe fortsetzen, so daß sie nicht nur die elastische Faserhaut, welche ringförmig und längs angeordnete Elemente erkennen läßt, sondern manchmal auch die zunächst liegenden Muskellagen durchbrechen.

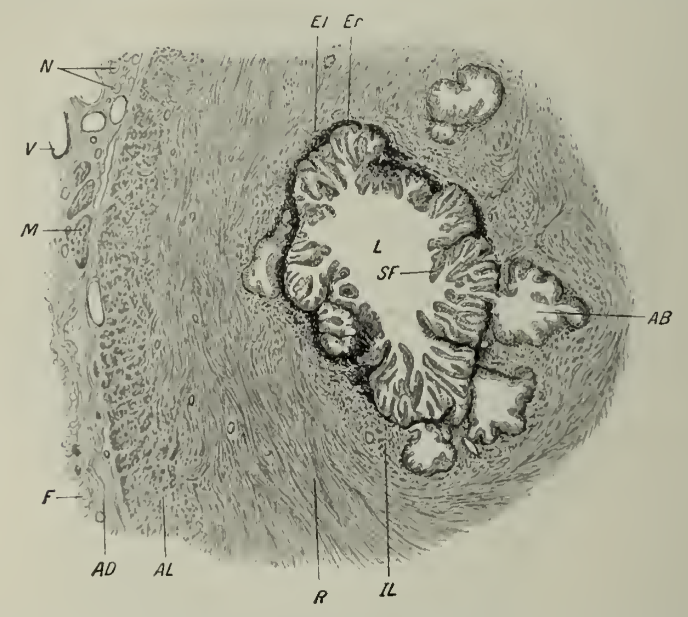


Fig. 526. Teil eines Querschnittes durch die Samenleiterampulle. Hingerichteter. Zenkers Flüssigkeit. Elastinfärbung mit saurem Orceïn. *AB* drüsenartige Ausbuchtung des Hauptlumens *L*. *AD* Adventitia; *AL* äußere Längsmuskellage; *El* längs-, *Er* ringförmig verlaufende elastische Fasern; *F* Fettgewebe; *IL* innere Längsmukellage; *M* glatte Muskellängsbündel in der Adventitia; *N* Nerven; *R* Ringmuskelschichte *SF* Schleimhautfalten; *V* Vene. V. 26.

Sie machen so ganz den Eindruck von Drüsenschläuchen; das Epithel ist kubisch, manchmal hell, wie entleert. Manchmal sind die Zellen körnig, so daß an ihrer sekretorischen Tätigkeit nicht gezweifelt werden kann. Aber auch das Oberflächenepithel ist ähnlich beschaffen, nur sind die Zellen etwas höher.

Die Samenblasen (Fig. 527) sind flach gewundene, schlauchförmige Gebilde mit zahlreichen, sekundären Buchtungen in den Windungen. Diese Buchten kommen dadurch zustande, daß die Schleimhaut in Form dünner Blätter und Leisten, die sich netzartig durchkreuzen, vorspringt.

In den Grund dieser Buchten münden noch drüsige Bildungen, ähnlich denen der Ampulle ein. Die dünnen Blätter bestehen fast ausschließlich aus elastischem Gewebe, dem nur spärliche Bindegewebsfasern und einzelne glatte Muskelfasern beigemengt sind. Weiter nach außen bilden letztere eine geschlossene Umhüllung der Samenblasen. Das zylindrische bis kubische Epithel, welches die Schleimhaut bedeckt, besitzt basalständige Kerne und erscheint meist von reichlichen, gelblichen Pigment-

körnchen durchsetzt. Es scheidet ein eigentümliches Sekret aus, das an in Alkohol gehärteten Organen in netzartigen Massen geronnen erscheint. Besonders die Zellen in den drüsigen Räumen scheinen wie Becherzellen zu sezernieren, indem man oft

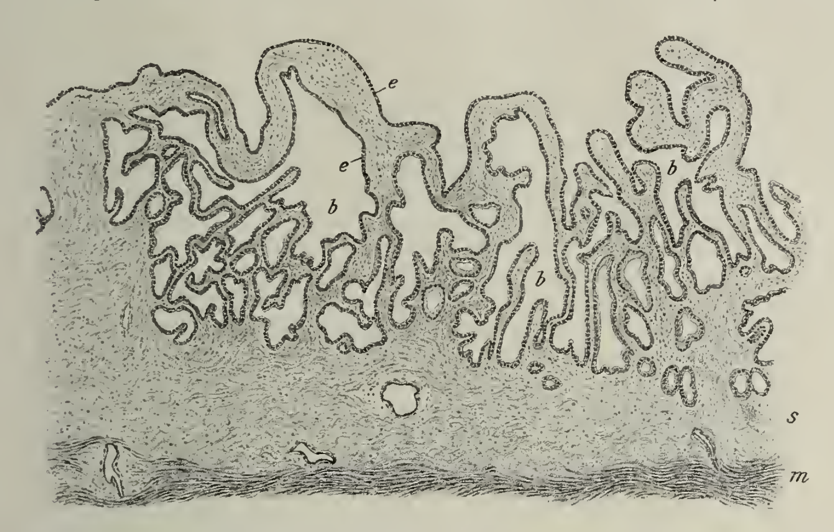


Fig. 527. Senkrechter Durchschnitt durch die Wand des Samenbläschens vom Hingerichteten. Pikrinsublimat. *b* drüsenartige Buchten der Schleimhaut; *e* Epithel; *m* ein Teil der Muskelhaut; *s* Propria. V. 46. (v. E.)

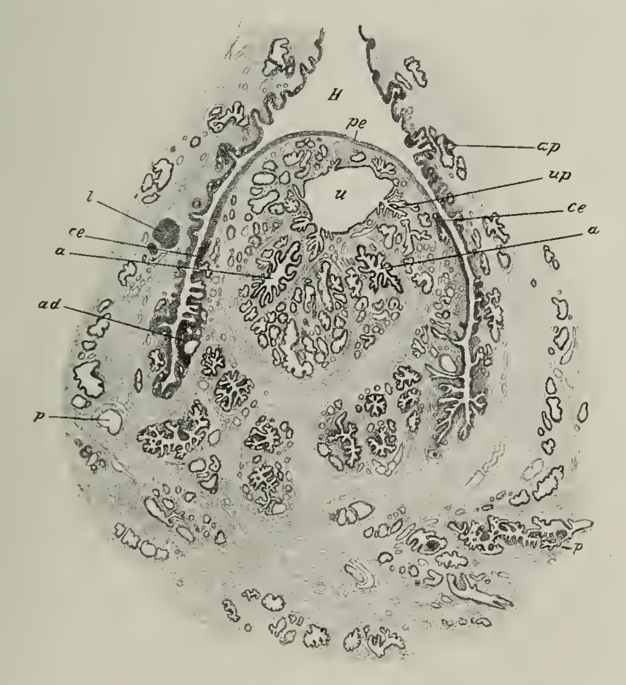


Fig. 528. Querschnitt durch den Colliculus seminalis eines jungen Mannes. Harnröhre dorsal aufgeschlitzt. Zenkers Flüssigkeit. *H* Harnröhre; *a* Ausspritzungskanäle; *ad* adenoides Gewebe; *ap* akzessorische Prostatadrüsen; *ce* geschichtetes Zylinderepithel; *l* Lakune im Querschnitt; *p* Prostataschläuche; *pe* Pflasterepithel; *up* Prostataschläuche, welche in den Utriculus prostaticus münden. V. 10. (v. E.)

pfropfartige Hervorragungen an ihnen sieht, die sich ähnlich färben wie das geronnene Sekret.

In den Samenblasen des Menschen findet man Samenfäden; das ist aber nur eine Ausnahme, so daß man die Samenblasen nicht für Receptacula seminis halten darf.

Bei manchen Tieren (z. B. dem Meerschweinchen) enthält das Sekret einen Eiweißkörper, der eine spontane Gerinnung zeigt, ähnlich, wie bei der Fibringerinnung.

Die Ductuli ejaculatorii (Fig. 528) sind eingegraben in das Gewebe der Prostata. Ihre Wandung besteht aus einer dünnen Schleimhaut, die in zierlicher Weise vielfach gefaltet ist und an ihrer Oberfläche ein besonders reichliches Netz elastischer Fasern trägt. Dieses geht im Colliculus seminalis direkt in das elastische Gewebe des reichen Venenplexus, welcher hier die Ductuli ejaculatorii umgibt, über. Das Epithel ist wieder ein zylindrisches und zeigt auf den Faltenscheiteln die kugeligen Kerne in zwei übereinander gelegenen Reihen angeordnet, ohne daß es sich um ein zweireihiges Epithel handelte.

Der Colliculus enthält außerdem Drüsenschläuche vom Typus jener der Prostata und eine kleine, von einfachem[1]) Epithel ausgekleidete Blase, die Vesicula prostatica (Utriculus prostaticus), welche morphologisch der Uterusanlage entspricht.

Die Prostata umschließt die Pars prostatica der Harnröhre und ist ein halb drüsiges, halb muskulöses Organ. Der drüsige Anteil besteht aus einer größeren Anzahl dendritisch verzweigter, tubulo-alveolärer Gänge mit verhältnismäßig weitem Lumen, die mit 15—20 Ausführungsgängen neben dem Colliculus seminalis ausmünden. Die Endbläschen sind vielfach enger als die Ausführungsgänge und ziemlich zerstreut, wie eingegraben in das muskulöse Gewebe der Prostata, so daß man an Durchschnitten fast den Eindruck einer noch unentwickelten Drüse bekommt (Fig. 529).



Fig. 529. Schnitt von der Vorsteherdrüse eines 34jährig. Hingerichteten. Müllers Flüssigkeit. *d* Drüsenschläuche am Durchschnitt; *g* Blutgefäße; *m* glatte Muskelbündel (dunkel im hellen Bindegewebe); *p* Prostatakonkretionen. In der Drüsenblase links oben Zotten im Querschnitte, anscheinend frei in der Lichtung. V. 35. (v. E.)

Die Drüsenschläuche werden von einem einfachen, manchmal auch zweireihigen, zylindrischen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen, je nach dem Funktionszustande, ein körniges oder mehr netzförmiges Protoplasma besitzen. Die Natur der Körnchen ist ebenfalls zum Teil eine lipoide. In die vielfach gebuchteten Lichtungen ragen zottenartige, fast nur aus Epithel gebildete Erhebungen hinein, die am Querschnitt isolierte Inseln darstellen. Eine deutlich abgegrenzte Membrana propria ist nicht zu erkennen, doch findet sich eine dichtere Lage elastischen Gewebes unter dem Epithel.

Das Sekret dieser Drüsen ist ein eiweißartiges und häufig — bei älteren Individuen — in Form kugeliger oder ovaler, konzentrisch geschichteter Massen eingedickt. Man bezeichnet sie als Prostatakonkretionen; sie können auch verkalken und bilden

1) Von manchen Autoren wird es als geschichtetes Epithel, von anderen als einfaches Flimmerepithel, das beim Pferd beobachtet ist, beschrieben.

dann die Prostatasteine, welche oft beträchtliche Durchmesser erreichen können. Die Ausführungsgänge zeigen noch das Epithel der Harnröhre, teils ein mehrreihiges, teils mehrschichtiges Zylinderepithel.

Die weiten Zwischenräume zwischen den Drüsenschläuchen werden von Bündeln glatter Muskelfasern durchsetzt, die wieder durch viel leimgebendes, aber auch an elastischen Fasern reiches Bindegewebe getrennt werden.

Die Glandulae bulbo-urethrales (Cowperschen Drüsen) liegen am Anfangsteil der Corpora cavernosa dicht am Bulbus zu dessen beiden Seiten. Sie gleichen in ihrer gröberen Anordnung Schleimdrüsen, bestehen aus tubulo-alveolären Gängen von sehr ungleicher Weite, die manchmal netzartig zusammenhängen sollen (Braus).

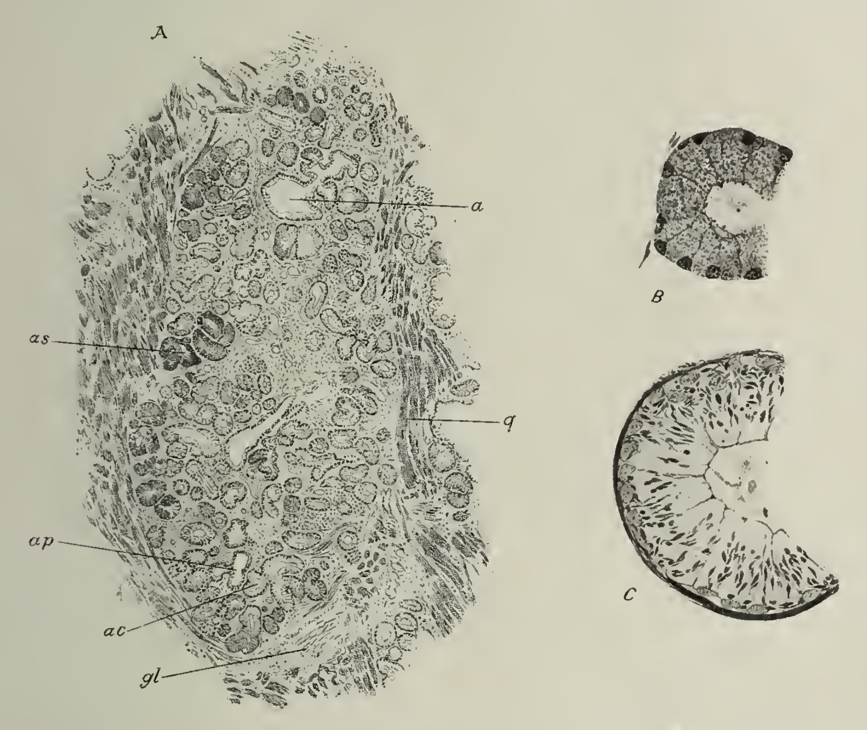


Fig. 530. Bulbo-urethraldrüse des Menschen. *A*. Ein Läppchen; vom 35jähr. Mann. Müllers Flüssigkeit H. E. V. 46. (v. E.) *a* Ampullär erweiterter Gang; *ac* Alveolen mit Zylinderepithel; *as* ebensolche, deren Zellen Schleimfärbung geben; *ap* Alveolen mit niedrigerem Epithel; *gl* glatte, *q* quergestreifte Muskelfasern. *B*. Eine Alveole (vom Stier) mit Muzigenkörnchen. Alkohol-Formalin. Mucicarmin. *C*. Eine Alveole vom Menschen mit den spindelförmigen Einschlüssen. Dieselbe Fixierung. Bindegewebsfärbung nach Mallory. V. $\frac{740}{2}$.

Die Drüsen sind in einen Mantel quergestreifter Muskelfasern eingebettet, von dem einzelne Bündel und Fasern auch zwischen die Läppchen eindringen (Fig. 530, *A*). Sie hängen mit den Muskeln des Diaphragma (M. transversus perinei prof.) zusammen. Außerdem finden sich glatte Muskeln an der der Urethra zugewendeten Seite der Drüse, welche ebenfalls in die Bindegewebssepten zwischen, ja auch in die Drüsenläppchen selbst, eindringen.

Das Bindegewebe der Septen enthält auch elastische Fasern beigemengt.

Die Ausführungsgänge zeigen ganz die Verhältnisse wie die Lakunen der Harnröhre und werden von einem mehrreihigen oder geschichteten Zylinderepithel ausgekleidet. Sie gehen entweder direkt oder durch engere Röhrchen in die Endschläuche

über. Diese besitzen teils die Form von weiten, mehrfach eingeschnürten Bläschen oder weiterer bis ganz enger Schläuche und sind, sehr wechselnd, von hohen Zylinderzellen bis herunter zu kubischen und ganz platten — besonders in den ampullären Erweiterungen — ausgekleidet. Die Zylinderzellen gleichen Schleimzellen, besitzen an die Basis gedrängte Kerne, sind mit Muzigenkörnchen erfüllt (Fig. 530 *B*), die zu der bekannten netzig-wabigen Struktur zerfließen können. Außerdem enthalten sie aber, besonders in den basalen Abschnitten eigentümliche spindelförmige Einschlüsse (Fig. 530, *C*), welche sich spezifisch (mit Bindegewebsfärbemitteln) färben und dem Schleim beigemischt werden. Endlich scheinen die Zellen an ihrer inneren Oberfläche und am inneren Teil der Seitenflächen ein Sekret in Form oxyphiler Körnchen auszuscheiden. Dieses kann an gefärbten Präparaten Schlußleisten vortäuschen, deren Vorkommen in der Tat beschrieben worden ist. Ob gelegentliche Aussackungen des Lumens der Alveolen zwischen zungenförmig vorragenden Drüsenzellen echten Sekretkapillaren, die auch beschrieben worden sind, entsprechen, ist fraglich.

Das Sekret ist zähflüssig, fadenziehend, so daß man es als schleimig bezeichnen möchte, doch gerinnt es nicht mit Essigsäure (Henle, Stilling). Es kann im Lumen mit Hämatoxylin blau färbbare Gerinnsel bilden; daneben kommt aber auch ein mit Eosin lebhaft rot gefärbtes Sekret vor. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Nukleoproteid.

Die Verhältnisse der Zellen entsprechen ganz denen, die man in den endoepithelialen Gruppen der ektodermalen Urethraldrüsen findet.

Die Corpora cavernosa penis besitzen einen ähnlichen Bau, wie das Corp. cav. urethrae in seinem äußeren Teile. In der Mitte werden sie durch eine gemeinsame fibröse Scheidewand getrennt, deren derb sehnenartiges Gewebe stellenweise aber durchbrochen sein kann.

Unter der dicken, der glatten Muskelfasern entbehrenden Albuginea liegt wieder ein Rindenkapillarnetz, von dem aus wesentlich die Versorgung der Bluträume im Inneren erfolgt. Außerdem finden auch direkte Übergänge von Arterien in die Bluträume, deren Wandungen muskellos sind, statt. Die Arterien verlaufen im Inneren der Schwellkörper. Im Wurzelteil, nicht aber im vorderen, sind sie zu Rankenarterien, A. helicinae, die bis auf $^1/_{10}$ mm Durchmesser heruntergehen können, aufgewunden.

Die zuführenden Arterien haben schon in ihren feineren Verzweigungen Verschlußvorrichtungen, wulstförmige Verdickungen der Intima, welche bei Kontraktion der Ringmuskulatur den Blutzufluß verhindern. In besonders großer Zahl finden sie sich in den A. helicinae, welche für gewöhnlich wohl geschlossen sind. Die Venen gehen über in die V. dorsalis penis.

An der Glans penis (Eichel) geht das Schwellgewebe in ein dichtes Venennetz über, das von der Haut bedeckt wird. Die Venen besitzen starke Ring- oder teilweise innere, oft nur einseitig entwickelte Längsmuskeln. Das Zwischengewebe bildet ein derbfaseriges, dichtes Balkennetz mit reichlichen, elastischen Faserlagen um die Venen. Die mit dem Fasergewebe fest verwachsene Haut bildet hohe Papillen, die von nicht verhorntem Pflasterepithel bedeckt werden.

Das Praeputium ist eine fettlose Hautfalte mit glatten Muskelzügen in der Tiefe. Über die hier vorkommenden Talgdrüsen siehe S. 333.

Die Eichel ist auch reich an Lymphgefäßen; an oberflächlichen, die sich mit denen der Haut zu oberflächlichen, dorsalen Stämmchen sammeln und an tiefen, die teils mit der Vena dorsalis penis verlaufen, teils die Harnröhre umspinnend, mit den Lymphgefäßen dieser zusammenhängen.

Auch Nerven finden sich reichlich in der Eichel. Sie endigen teils diffus im Epithel, wie an anderen Hautstellen, teils in verschiedenen Endorganen (Krausesche Endkolben, Genitalnervenkörperchen, Meissnersche Tastkörperchen, Lamellenkörperchen).

Hoden und Nebenhoden besitzen eine Reihe, teils regelmäßig, teils nur gelegentlich vorkommender Anhangsgebilde, welche meist embryonale Überreste darstellen und mehr morphologisches, als histologisches Interesse besitzen. Es sind dies 1. die Ductuli aberrantes. Der obere ist ein vom Rete testis abzweigendes, gewundenes Kanälchen, welches den Anschluß an den Nebenhoden nicht gefunden hat. Der untere ist ein blind endigender Anhang des Ductus epididymidis. 2. Die Paradidymis (Organ von Giraldés), kleinere Körperchen in der Nähe des Nebenhodenkopfes, von Flimmerepithel ausgekleidete, entweder vollkommen abgeschlossene Reste der Urniere oder blind endigende Anhänge des Hodens oder Nebenhodens. 3. Die Appendices oder Hydatiden. Die ungestielte oder A. testis (Morgagni) ist ein mit Flimmerepithel überzogenes Körperchen aus gefäßreichem Bindegewebe, welches einen kurzen, hohlen, von einfachem Epithel ausgekleideten Stil besitzt und einen Rest des Müllerschen Ganges darstellt. Die nur gelegentlich vorkommende gestielte Hydatide (A. epididymidis) ist ein mit Flüssigkeit erfülltes, von kubischem Epithel ausgekleidetes Bläschen, das mit langem Stiele am Nebenhodenkopf hängt und wahrscheinlich einen Urnierenrest darstellt.

Der weibliche Geschlechtsapparat.

1. Die weibliche Keimdrüse (Eierstock, Ovarium) wird an der Oberfläche von einer Art Schleimhaut bedeckt, während das Peritoneum am Hilus mit ziemlich scharfem Rande anfhört. Somit entbehrt das Ovarium eines Peritonealüberzuges und ist gleichsam durch ein Loch im Bauchfell, bzw. Ligamentum latum, in die Bauchhöhle hineingesteckt.

Während die Oberfläche des Bauchfelles glänzend und vollkommen glatt erscheint, ist die des Ovariums matt infolge eines Überzuges von einem einfachen, kubischen bis zylindrischem Epithel, welches man als Keimepithel bezeichnet, weil von ihm aus beim Embryo weibliche Keimzellen (Ureier, Oogonien) gebildet werden. Es streicht nicht vollkommen glatt über die Oberfläche, sondern kleidet bei jugendlichen Individuen grubige Vertiefungen mehr oder minder vollkommen aus; bei älteren Frauen wird die Oberfläche durch narbige Einziehungen unterbrochen.

An Querschnitten durch das Ovarium (Fig. 531) kann man eine kompaktere Rindenschichte, die nur am Hilus unterbrochen ist, und eine mehr lockere Markschichte unterscheiden.

Die Rindensubstanz besteht unterhalb des Keimepithels aus einer schmäleren Zone, der Tunica albuginea, welche jedoch kein fibröses, sondern nur ein dichteres Bindegewebe mit zahlreichen, feinen, leimgebenden Fäserchen darstellt, zwischen denen platte, spindelförmige Bindegewebszellen eingelagert sind. Faserung, wie Zellen, sind vornehmlich der Oberfläche parallel gerichtet, und zwar überkreuzt sich eine äußere Längslage (Fig. 532) mit einer inneren, mehr quer verlaufenden. Stellenweise, wie z. B. am freien Rande des Ovariums, kann die Schichtung eine mehrfache, die Albuginea daher verdickt sein. Elastische Fasern fehlen dieser Schichte, welche nach der Tiefe zu unmerklich in das Stroma ovarii übergeht, also keine selbständige Haut ist.

Das Stroma besteht aus allseitig sich durchflechtenden, feinen Bindegewebsfäserchen und aus reichlichen Spindelzellen, welche glatten Muskelzellen nicht unähnlich sind und auch fälschlich dafür gehalten wurden.

In dieses eigentümliche, zellreiche Bindegewebe sind die Primär- oder Primordialfollikel und ihre verschiedenen weiteren Entwicklungs- oder Rückbildungsformen, beim Menschen in individuell sehr wechselnder Zahl, eingelagert.

Die Primärfollikel (Fig. 533, *A*) messen 30—40 μ und bestehen aus der Eizelle, welche von einer einfachen Lage ganz platter Zellen, dem Follikelepithel oder der Anlage der Membrana granulosa, dicht umschlossen wird. Diese Follikelzellen stehen zu den Eizellen in demselben physiologischen Verhältnisse, wie die Sertolischen Zellen zu den Samenzellen, d. h. sind hauptsächlich für die Ernährung der Ei- oder Keimzellen bestimmt.

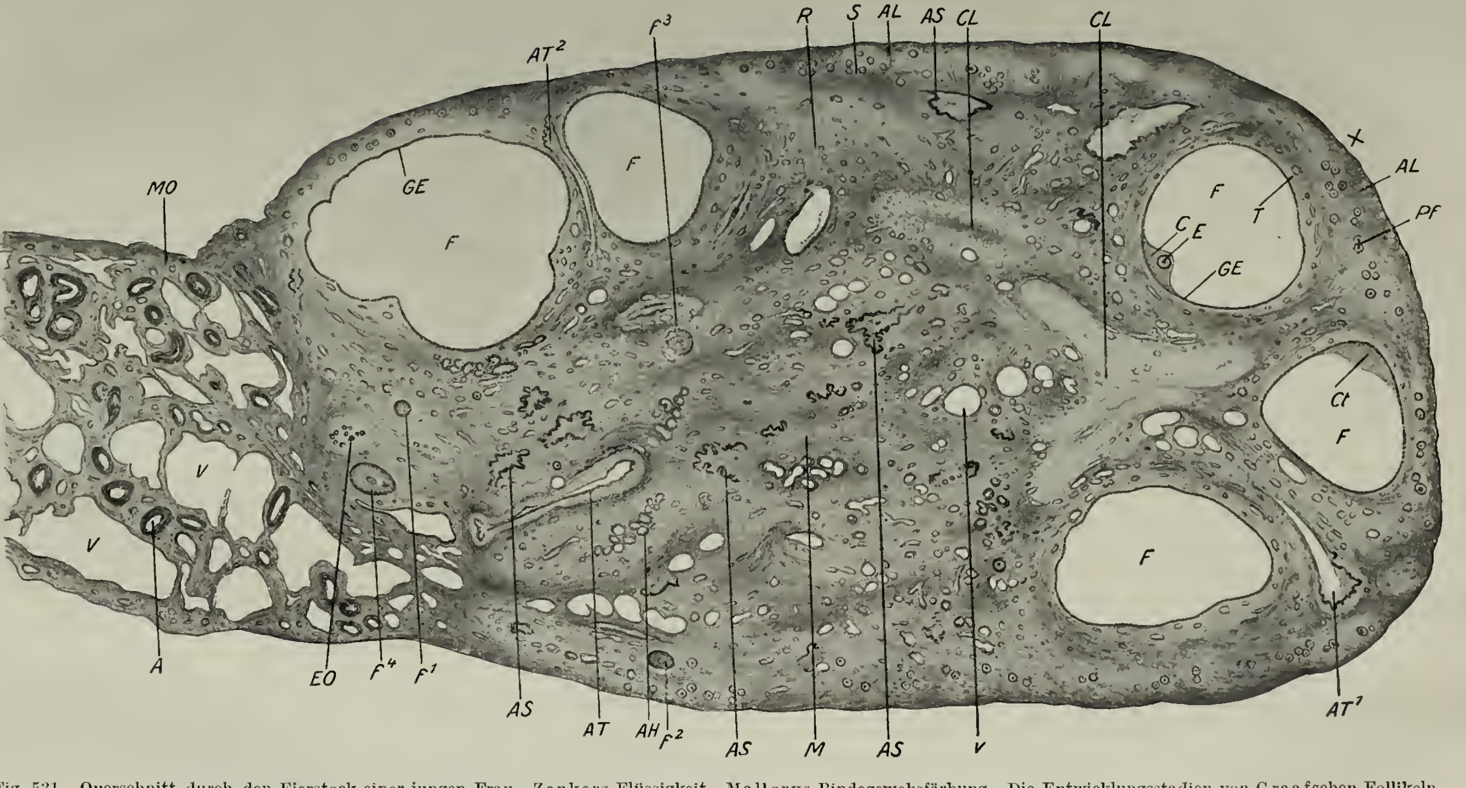


Fig. 531. Querschnitt durch den Eierstock einer jungen Frau. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. Die Entwicklungsstadien von Graafschen Follikeln (f^1—f^4) sind aus mehreren aufeinander folgenden Schnitten eingetragen, die Primärfollikel *PF* etwas zu groß gezeichnet. *A* Arterien; *AH* Art. helicinae; *AL* Albuginea; *AS* Atretische Follikel mit gewucherter Glashaut; *AT* Atretische Follikel mit gewucherter Theka; AT^1, AT^2 verschiedene Stadien solcher Follikelatresien; *C* Cumulus ovigerus; *CL* Reste eines Corpus luteum; *Ct* Cumulus ovigerus angeschnitten; *E* Ei mit Zona; *EO* Epoophoron (Rete)-Kanälchen im Hilus; *F* Graaf-sche Follikel; *GE* Granulosaepithel; *M* Marksubstanz; *MO* Mesovarium; *R* Rindensubstanz; *S* Stroma mit Primärfollikeln; *T* Theca folliculi; *V* stark blutgefüllte Venen des Mesovarium (das Blut nicht gezeichnet); *v* Venen der Marksubstanz. V. 6.

Die Eizelle, welche aus den Oogonien durch Mitose entstanden ist, hat eine embryonale Entwicklung durchgemacht, bei der das Kernchromatin vorübergehend einen der Kernmembran einseitig angelagerten Knäuel mit halbentfalteten Fäden (ein Stadium,

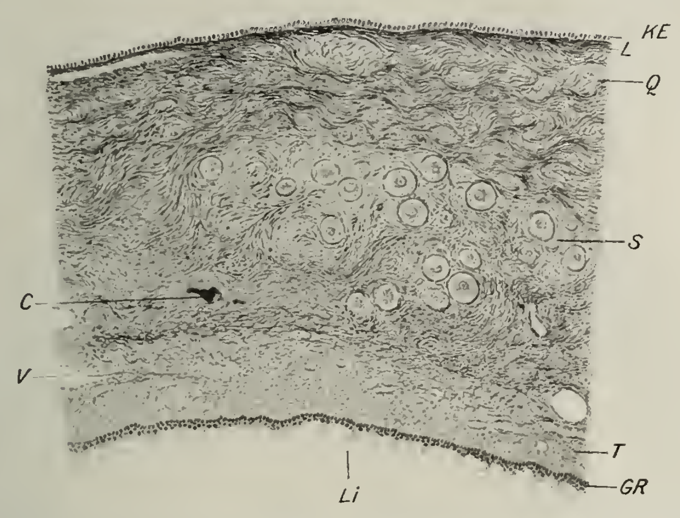


Fig. 532. Rindenteil eines Ovariums über einem großen Follikel von der mit × bezeichneten Stelle der Fig. 531. *C* Rest eines Corpus albicans; *GR* Granulosaepithel des großen Follikels; *KE* Keimepithel (von einer anderen Stelle ergänzt); *L* Längsfasern der Albuginea; *Li* geronnener Liquor folliculi; *Q* quergetroffene Fasern der Albuginea; *S* faserarmes Stroma mit Primärfollikeln; *T* gewucherte Zellen der Theca interna; *V* Vene. V. 70.

das als Synapsis (Moore) bezeichnet worden ist) bildet; dieser zerbricht dann in Stücke, die durch Längsspaltung Doppelchromosomen — oft ringförmige — darstellen, besitzt schließlich einen großen, kugeligen Kern mit wenig färbbarem Kernnetz und verstreuten deutlichen Chromatinkörnern, sowie ein undeutliches Kernkörperchen; daneben, besonders deutlich bei Tieren, eine verdichtete Stelle feinkörnigen Protoplasmas, welche das Zentriol enthält und von welcher die Bildung des Eidotters ausgeht (Dotterkern von Balbiani).

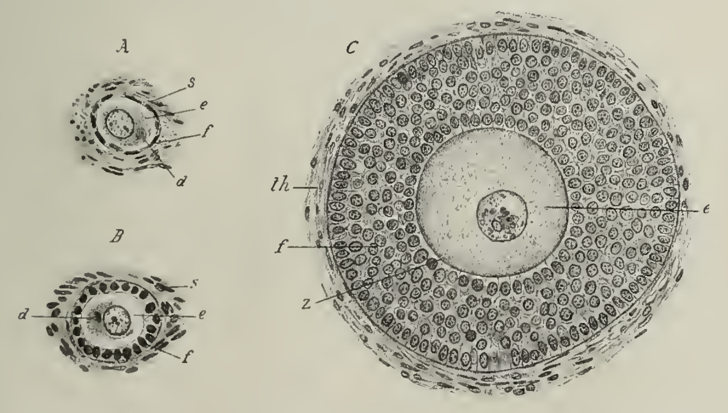


Fig. 533. Drei Entwicklungsstadien von Eifollikeln aus dem Eierstock eines geschlechtsreifen, 14jähr. Mädchens. Zenkers Flüssigkeit. *A* Primärfollikel; *B* Follikel mit einfachem, kubischem, *C* mit geschichtetem Epithel und Theka; *d* Dotterkern; *e* Ei mit Kern (Keimbläschen); *f* Follikelepithel; *th* Theka; *s* Rindenstroma; *Z* Zona pellucida, der dichteren Dotterrinde innig anliegend. V. 200 (v. E.)

Bei der weiteren Entwicklung dieser Primärfollikel nehmeu die umschließenden platten Zellen an Höhe zu und werden zu einer kubischen bis zylindrischen Epithelschichte (*B*), die weiterhin mehrschichtig und als Stratum granulosum bezeichnet wird (*C*). In diesem Epithel tritt dann eine, zunächst halbmondförmige Hohlraumbildung auf (in Fig. 531 bei f^4), indem Flüssigkeitsansammlungen, die zum Teil aus der Verflüssigung ganzer Zellen hervorgehen, zusammenfließen. So entsteht eine von Flüssigkeit, dem Liqnor folliculi, erfüllte Höhle, in welche eine das Ei umschließende Erhebung, der Cumulus ovigerns, hineinragt (Fig. 534). Die das Ei

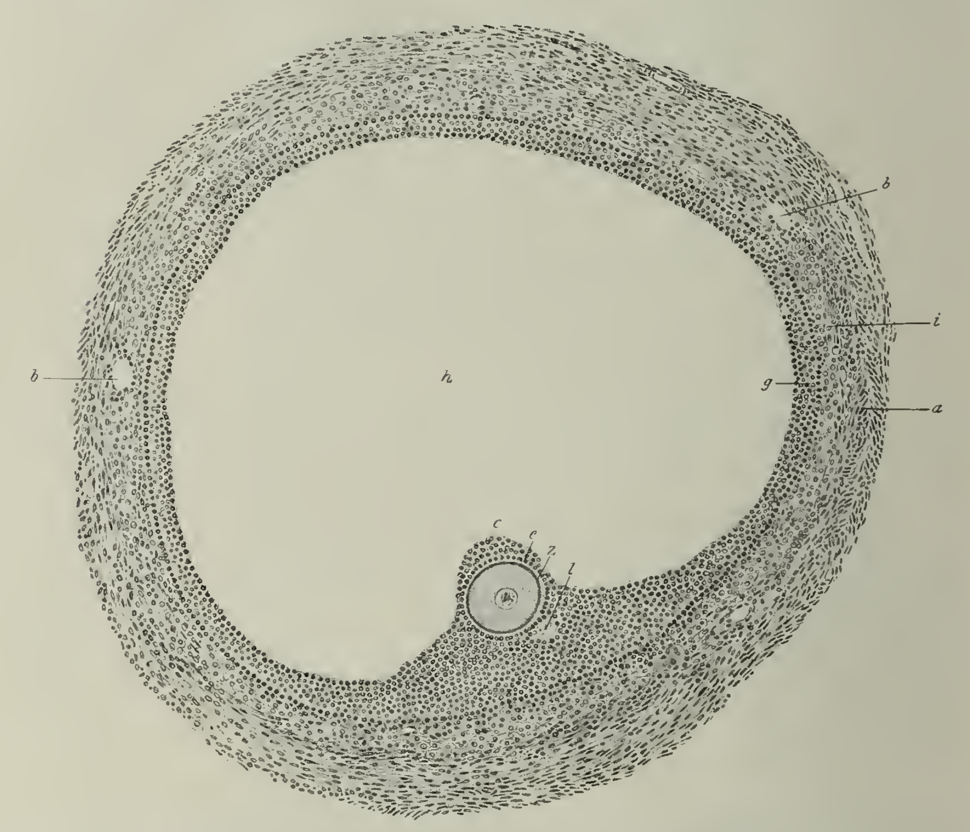


Fig. 534. Fast ausgebildeter Follikel vom Eierstocke des geschlechtsreifen 14jähr. Mädchens. Zenkers Flüssigkeit. *a* äußere, *i* innere Schicht der Theca; *b* Blutgefäße; *g* Stratum granulosum; *h* Hohlraum des Follikels (der geronnene Liquor nicht dargestellt); *c* Cumulus ovigerus; *e* Eiepithel; *z* Zona pellucida, das Ei samt Keimbläschen umschließend; *l* Lücke im Epithel. V. 90. (v. E.)

unmittelbar umgebenden, zylindrischen Zellen werden als Corona radiata bezeichnet. Sie haben auf die unterdessen bedeutend gewachsene Eizelle, welche 100 μ und darüber erreichen kann, eine glashelle Membran, das Oolemma oder die Zona pellucida, abgelagert.

An der Oberfläche des nun als Graafscher Follikel bezeichneten Gebildes, beziehungsweise auf seiner mehrschichtigen, epithelialen Membrana granulosa entsteht, wohl infolge des Wachstumsdruckes, eine bindegewebige Hülle, die Theca folliculi. Sie besteht zu innerst aus einer Glashaut, dann aus einem an Zellen und Blutkapillaren reichen Stratum internum oder vasculosum und aus einem mehr faserigen Stratum externum oder fibrosum.

Ein solcher reifender Follikel, welcher eine Größe von 1 cm und darüber erreichen kann, rückt an die Oberfläche des Eierstockes, und zwar so, daß der Eihügel der freien Oberfläche zugewendet wird, während er bisher der Marksubstanz näher lag.

Die Eizelle des reifen Follikels besitzt einen Kern[1]), der durch eine derbe Kernmembran einen bläschenförmigen Eindruck macht (Keimbläschen), nur spärliche Chromatinfäden, dagegen ein deutliches Kernkörperchen (Keimfleck) enthält. Das Protoplasma besteht aus fadenförmigen, festeren Teilen (Plastokonten) und aus einer reichlichen Menge flüssigen Zellsaftes. Es läßt daher, im frischen Zustande untersucht, Körnchentanzen (Molekularbewegung) der feinen Dotterkörnchen erkennen, und es schwimmt auch der Kern stets an der Oberfläche.

Die Dotterkörnchen sind teils eiweiß-, teils lezithinartiger Natur, Reservestoffe, die man auch als Deutoplasma vom Protoplasma unterschieden hat. Sie sind in einer zentralen Zone angehäuft, so daß die oberflächliche Rindenzone des Eies körnchenfrei erscheint. Beim Menschen sind sie spärlich, bei Tieren reichlich entwickelt; bei manchen Tieren (so beim Reh) können sogar Kristalloide vorkommen, was bei Kaltblütern, bei denen sie als Dotterplättchen bezeichnet werden, die Regel ist.

Die Zona pellucida hat an Dicke zugenommen, ist, wie ihr Name sagt, durchsichtig, ziemlich elastisch und bis an die Eioberfläche von Porenkanälchen durchsetzt, welche protoplasmatische Fortsätze der Corona radiata enthalten, die für das Wachstum des Eies von Wichtigkeit sind.

Schließlich ist der sprungreife Follikel, der bis zu 2,6 cm im Durchmesser erreichen kann, so hoch an die Oberfläche gerückt, daß sich das Keimepithel und das Epithel der Membrana granulosa, bzw. des Eihügels berühren, ja sogar über die Oberfläche vorwölben.

Die Follikel kommen periodisch, wahrscheinlich unter nervöser Hyperämie zum Platzen, der Liquor folliculi strömt aus und reißt das Ei mit seiner Zona pellucida nebst anhaftenden Zellen der Corona radiata mit, und es wird von den Fimbrien der Tube aufgenommen.

Erst hier erfolgt die vollständige Reifung des Eies, indem es in zwei aufeinander folgenden Teilungen oder auch nur bei einer Teilung mit einem Teil seines Chromatins sehr wenig Protoplasma in Form der rudimentären Polkörperchen (Polozyten) abschnürt.

Der geplatzte Follikel geht zugrunde, wandelt sich jedoch vorher in einen gelben Körper (Corpus luteum, Fig. 535) um.

Die Granulosazellen wachsen weiter, vergrößern sich und bilden dadurch eine dicke, sich allmählich faltende Rinde um die Follikelhöhle (Fig. 535), wodurch diese immer mehr eingeengt wird. Der Rest dieser Höhle in der Mitte erscheint mit seröser Flüssigkeit oder Blut gefüllt, wenn es beim Platzen des Follikels zu einem Bluterguß gekommen ist, was nicht immer der Fall ist.

Die großgewordenen Zellen beladen sich in späteren Stadien mit einem teils diffusen, teils körnigen Lipochrom, dem Lutein. Hat ein Bluterguß stattgefunden, dann nehmen sie auch die roten Blutkörperchen durch Phagozytose in ihr Inneres auf und verwandeln sie in ein eisenhaltiges Pigment, während die ausgelaugten Stromata intrazellulär verdaut werden.

Aber auch Zellen des Stratum internum der Theka beteiligen sich an der Bildung des Corpus luteum[2]). Sie gelangen mit einwachsenden Gefäßen und Bindegewebe in

1) Er wurde lange vor dem Zellkern (1825) durch Purkinje (im Hühnerei) entdeckt und als Keimbläschen, das Kernkörperchen, welches Wagner (1836) entdeckt hatte, als Keimfleck bezeichnet.

2) v. Baer ließ das ganze Corpus luteum daraus hervorgehen, während Bischoff es nur von den Granulosazellen ableitete. Die Mehrzahl der Autoren nimmt eine vermittelnde Stellung ein.

das Innere, werden ebenfalls zu epithelartigen Zellen, die sich sofort mit Lipoidtröpfchen beladen und so den Charakter von Luteinzellen annehmen. Man findet sie hauptsächlich in den radiären Bindegewebssepten (Fig. 412) und hat sie als Thecaluteinzellen von den ersteren als Granulosaluteinzellen unterschieden. Diese sind durch ihre bedeutende Größe, heller gefärbtes, feinkörniges Protoplasma und größeren, lichten Kern, der von einem Netzapparat eingeschlossen wird, von den ersteren verschieden und sollen die eigentlichen Träger der innersekretorischen Funktion sein, während die Thekaluteinzellen als ernährende Elemente der Granulosaluteinzellen gedeutet werden.

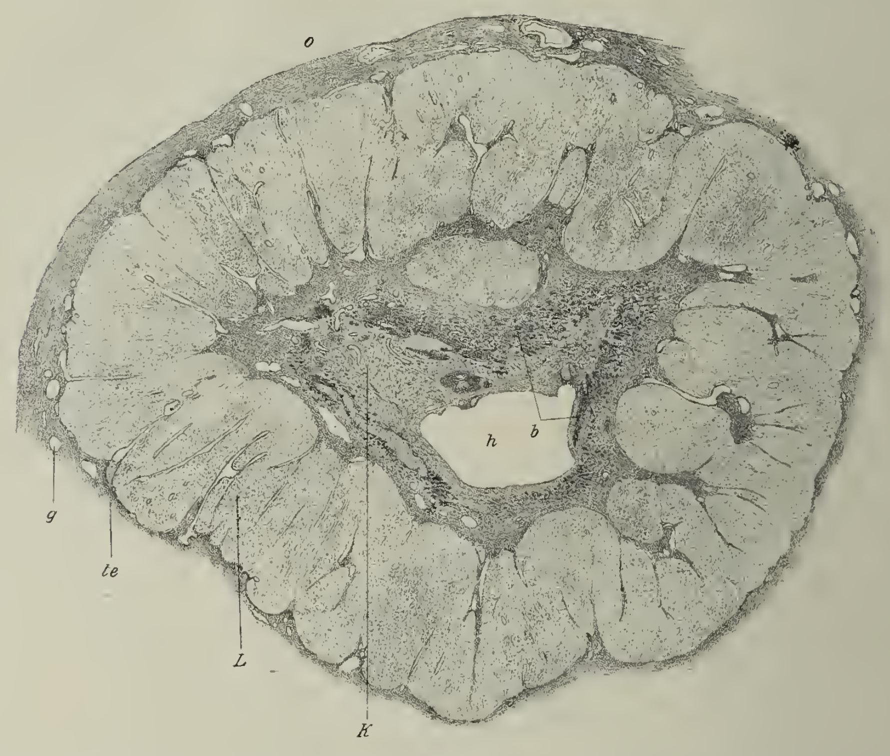


Fig. 535. Corpus luteum einer im 5. Schwangerschaftsmonat verstorbenen Frau am Durchschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *K* bindegewebiger Kern; *L* Luteïnzellenschicht; *O* Oberfläche des Ovariums; *b* Reste von Blutextravasat und hyalinen Massen (dunkel); *g* Blutgefäße (alle leer gelassenen Räume mit Ausnahme des zentralen Hohlraumes); *h* Rest des Hohlraumes; *te* Tunica externa folliculi. V. 10. (v. E.)

Handelt es sich um ein Ei, das bei der Menstruation einfach ausgestoßen wird, so bilden sich diese gelben Körper unter den Erscheinungen der Organisation bald zurück. Kommt es aber zur Gravidität, dann wachsen sie zu großen Körpern heran und bleiben während eines großen Teiles der Schwangerschaft bestehen, indem sie nach Art der endokrinen Drüsen eine wichtige Rolle beim Stoffwechsel spielen.

Schließlich verfallen aber auch sie der Rückbildung durch Organisation und Resorption, wobei es in ihnen zur Bildung von Kolloidkügelchen und Kalkkonkrementen kommt, die im gelben Menstruationskörper fehlen. Die Luteinzellen verschwinden durch Atrophie und Karyolyse; der Kern rückt gewöhnlich an ein Zellende, der innere Netzapparat an das andere, wobei er zerbricht und verklumpt. Im Zentrum tritt gallertartiges Bindegewebe auf, das immer derber wird, manchmal auch braunes, häma-

togenes Pigment einschließt, und es bleibt ein narbiger Körper mit gefalteter Oberfläche, der am frischen Durchschnitt durch seine sehnige, weißliche Farbe auffällt und daher als Corpus albicans oder candicans bezeichnet wird.

Während die männlichen Geschlechtszellen in der ganzen Zeit der Geschlechtsreife immerfort neu gebildet werden, sind die Eier schon bei der Geburt alle angelegt. Daher ist ihre Zahl eine sehr große; sie wurde für einen Eierstock auf 36000 geschätzt (Henle). Viel höhere Zahlen geben andere an; so berechnet neuestens Häggström über 400000 Follikel in den Ovarien einer 22-jährigen.

Eine Neubildung von Eiern nach der Geburt oder beim geschlechtsreifen Weibe, wie sie Paladino annimmt, kommt, wenn überhaupt, wohl nur ausnahmsweise vor.

Von dieser großen Anzahl von Eiern macht jedoch nur ein kleiner Teil die reguläre Entwicklung bis zum sprungreifen Follikel und zur Ausstoßung des Eies durch. Die Mehrzahl verfällt der Rückbildung innerhalb des Eierstockes, und zwar kann



Fig. 536. Atretischer Follikel mit starker Entwicklung der Glashaut *SM*, die teilweise schon durchbrochen ist. Eierstock einer jungen Frau. Zenkers Flüssigkeit. Mallorys Bindegewebsfärbung. *E* Reste der Eizelle; *F* fibrinartiges Balkennetz als Rest der Follikelhöhle; *G* zersprengte Granulosazellen; *O* Zona pellucida; *St* eindringendes Stroma mit Gefäßen; *Ti* Zellen der Theca interna. V. 85.

diese Rückbildung auf jedem Entwicklungsstadium der Eizelle einsetzen. So können schon Ureier durch Pyknose und Karyolyse zugrunde gehen. Ist schon eine Zona pellucida entwickelt, so wird der Eiinhalt verflüssigt und durch eindringende Phagozyten resorbiert, während die Zona pellucida (Fig. 536) lange erhalten bleiben kann und einfach komprimiert oder nach vorhergehender Quellung gelöst wird.

Aber auch nahezu sprungreife Follikel können der Rückbildung, die man als Atresie bezeichnet, verfallen. Solche atretische Follikel, deren Anzahl Häggström für beide Ovarien seines Falles mit 12000 berechnet hat, können ein verschiedenes Aussehen darbieten, je nachdem die Elemente der Theka an der Atresie aktiven Anteil nehmen oder nicht.

Im letzteren Falle verflüssigt sich das Granulosaepithel, während das Ei, welches verfettet und in das Phagozyten einwandern, mit seiner Zona pellucida länger, am längsten wieder letztere, erhalten bleiben kann. Von der Theka aus kann gallertartiges Bindegewebe einwuchern, welches das Ei umschließt; gelegentlich kann aber auch eine Blutung in das Innere stattfinden. Meist verdickt sich die Glashaut des Follikels beträchtlich und wird zu einer hyalinen, mit Eosin und spezifischen Bindegewebsfärbungen lebhaft färbbaren Membran (Grohe, 1863, Slavjansky, 1870). Oft stellt diese allein, durch den Wachstumsdruck des umgebenden Gewebes in

zahlreiche Falten gelegt, den atretischen Follikel dar (Fig. 531). Sie wird dann oft an mehreren Stellen von umgebenden Gewebe durchwachsen und schließlich resorbiert.

In anderen Fällen, besonders bei Nagern und Raubtieren, gelegentlich aber auch beim Menschen (Fig. 537), wuchern die Zellen der Theca interna, nehmen ein epitheloides Aussehen an, werden durch Bindegewebszüge in Gruppen geteilt und umgeben den sich organisierenden Follikelinhalt als breite Rinde. Solche atretische Follikel haben zur Verwechslung mit gelben Körpern Veranlassung gegeben. Man hat sie als Corpora lutea atretica bezeichnet.

In der Marksubstanz geht das eigentümliche, zellreiche Stroma der Rinde in ein lockeres Bindegewebe über, welches der Hauptsache nach Gefäße und Nerven, einzelne Züge glatter Muskelfasern, welche unabhängig von Gefäßen sind und unter Umständen epitheliale Bildungen (Markstränge, Kanäle des Rete ovarii) enthalten.

Die Marksubstanz geht direkt in das Gewebe des Ligamentum latum über.

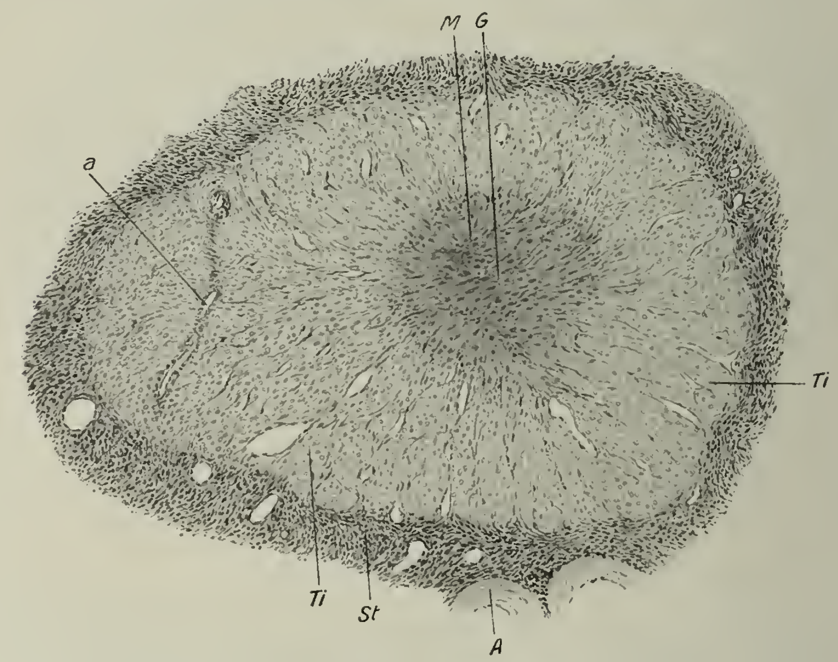


Fig. 537. Corpus atreticum mit stark gewucherter Theca interna (*Ti*) aus dem Eierstock einer 39jährigen Frau (Sectio caesarea). NaCl-Sublimat. *A* Arterien der Marksubstanz; *a* kleine Arterie in der Theca; *G* Bindegewebskern an Stelle des Follikels; *M* Andeutung der Membrana propria; *St* Stroma ovarii. V. 85.

Die Markstränge sind solide Stränge von Epithelzellen, welche netzartig verbunden sein können und teilweise mit schlauchartigen Bildungen, den Markschläuchen oder dem Rete ovarii, zusammenhängen. Es sind dies unregelmäßige Schläuche von kubischem bis zylindrischem, oft flimmerndem Epithel ausgekleidet, um welche das Bindegewebe strangartig verdichtet erscheint. Sie können auch zystenförmig erweitert sein.

Mit ihnen stehen die ähnlich gebauten Schläuche des Epoophorons (Parovariums) (Fig. 531, *EO*) in Verbindung, welche vom Hilus radiär ins Mesovarium ausstrahlen und sich zu einem blind endigenden, mit der Tube parallel verlaufenden Gange (Gartnerscher Gang) vereinigen. Die Kanälchen sind von einer verhältnismäßig mächtigen, teils ringförmig, teils längsverlaufenden glatten Muskellage umhüllt, weshalb sie im durchscheinenden Ligament makroskopisch sichtbar sind. Während es sich hier sicher um Reste des oberen Abschnittes oder des Geschlechtsteiles der Urniere handelt, werden die Markstränge und -schläuche von manchen Autoren von der Ovarialanlage selbst abgeleitet.

Das Paroophoron ist ein Rest des Urnierenteiles des Wolffschen Körpers, näher dem Uterus zu im Ligamentum latum gelegen. Es besteht aus wenigen, von Epithel ausgekleideten, geschlossenen Gängen und findet sich nur selten mehr beim Erwachsenen.

Die Blutgefäße des Ovariums sind außerordentlich reich entwickelt. Die Arterien treten als vielfach gewundene Stämmchen, die dann am Durchschnitt wiederholt getroffen werden (Fig. 531, *AH*), durch den Hilus ein, verästeln sich radiär gegen die Rinde immer mehr und umspinnen mit dichten Kapillarnetzen die Follikel. Die Wandungen der Arterien zeigen häufig eine hyaline Degeneration. Die Venen bilden einen reichen Plexus in der Marksubstanz und einen zweiten, groben im Hilus.



Fig. 538. Teil eines Querschnittes durch den Eileiter einer 39jährigen Frau. Sectio caesarea. Kochsalzsublimat. Uteriner Abschnitt. *A* Arterien; *E* Flimmerepithel; *F* Längsfalte der Schleimhaut im Querschnitt; *L* Längsmuskeln; *Li* Lichtung; *M* Propria, *N* Nerv; *R* Ringmuskulatur; *S* Serosaüberzug; *V* Venen. V. 32.

Auch Lymphkapillaren umspinnen die Follikel und sammeln sich mit jenen der Rinde zu Stämmchen, welche mit den Blutgefäßen den Hilus verlassen und dann erst in klappenführende Stämmchen übergehen.

Die Nerven sind ebenfalls reichlich, hauptsächlich sympathischer Natur; sie bilden Geflechte um die Gefäße, dringen aber auch bis unter das Keimepithel vor. Sie umspinnen die Follikel, ohne in deren Epithel einzudringen. Gelegentlich sind auch einzelne Ganglienzellen und chromaffine Zellen in der Marksubstanz nachgewiesen worden.

2. Der Eileiter oder die Tuba Fallopiae ist ein muskulöser, von Schleimhaut ausgekleideter und mit einem serösen Überzug versehener Schlauch (Fig. 538). Die Schleimhaut besteht aus einem Zylinderepithel und aus einem zarten Bindegewebs-

gerüste netzförmig angeordneter Faserzüge, welches im uterinen Teil, wo die Schleimhaut am schwächsten ist, ziemlich reich an Zellen (Inozyten, Mastzellen, Wanderzellen) erscheint, während sie Gefäße nur spärlich enthält. Auch elastische Fasern finden sich nur vereinzelt bei älteren Individuen; glatte Muskelzellen lassen sich auch nur ausnahmsweise in die Tunica propria verfolgen.



Fig. 539. Teil eines Querschnittes durch die Ampulle der Tube. 27jähr. Frau. Sublimateisessig. *S* Schleimhaut ohne scharfe Grenze in die Muskelhaut übergehend; *a* Arterie; *f* Schleimhautfalten von Flimmerepithel bedeckt und Blutgefäße *g* enthaltend; *m* glatte Muskelbündel im Längs-, *m'* im Querschnitte; *v* Venen. V. 50. (v. E.)

Sie ist im uterinen Teil in spärliche, meist in vier bis fünf Längsfalten gelegt. Gegen den abdominalen Teil nimmt die Schleimhaut immer mehr an Stärke auf Kosten der Muskelschichte zu; das Bindegewebsgerüste wird zarter, zellärmer und ungemein gefäßreich, die Faltenbildung nimmt bedeutend zu, so daß es zu mannigfach verzweigten sekundären, tertiären usf. Faltenbildungen kommt, welche auch noch durch Querbrücken vereinigt sein können (Fig. 539). Das Epithel, welches diese Schleimhaut bedeckt, ist ein einfaches, selten und dann nur an beschränkten Stellen, mehrreihiges Zylinderepithel, welches an Höhe gegen das abdominale Ende zunimmt.

Es besteht beim Menschen (Fig. 540) teils aus flimmernden, teils aus sezernierenden Zellen, die so innig gemischt sind, daß die Kontinuität des Flimmerstromes, der gegen den Uterus gerichtet ist, nicht unterbrochen erscheint. Doch ist im allgemeinen das Epithel des Trichters fast frei von Drüsenzellen, während ihre Zahl gegen das uterine Ende vermehrt erscheint. Flimmer- wie Drüsenzellen stellen nur verschiedene Funktionszustände einer und derselben Zelle dar.

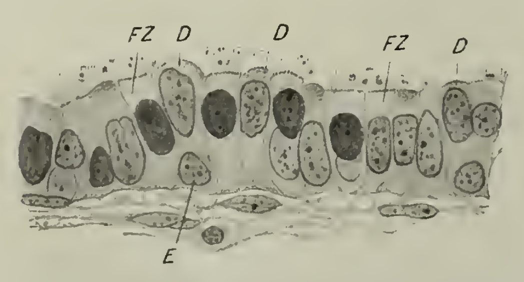


Fig. 540. Epithel des menschlichen Eileiters am senkrechten Durchschnitt. Einer 40jährigen Frau durch Laparatomie entnommen; $^1/_3$ Alkohol. Delafields Hämatoxylin. *FZ* Flimmerzellen mit Basalknötchensaum; *D* Drüsenzellen; *E* Ersatzzelle. V. 720 (S.).

Bei manchen Tieren (Kaninchen, Affe, Hamadryas) erscheinen die Drüsenzellen als echte Schleimzellen mit körnigem Vorstadium des Sekretes (Prämucin).

Eigentliche Drüsen fehlen der Tubenschleimhaut beim Menschen; man darf nicht Einsenkungen zwischen den Schleimhautfalten als solche ansehen. Die Schleimhaut geht, ohne scharfe Grenze, direkt in die Muskelhaut über, so daß Muskelfasern stellenweise bis nahe an das Epithel heranreichen.

Sie besteht aus einer inneren, vorwiegend aus zirkulären Zügen, die sich aber in den aufeinander folgenden Lagen unter mehr oder weniger spitzen Winkeln überkreuzen, aufgebauten Schichte, die allein der Tube eigen ist und aus einer äußeren, von ersterer durch Bindegewebe und, besonders am Ansatz des Ligamentum latum, Gefäße getrennten Längsschichte, die eigentlich vom breiten Mutterbande auf die Tube übertritt.

Gelegentlich kommen einzelne innere Längsfaserzüge zur Beobachtung, besonders im ampullären Teil, in dem die zirkuläre Schichte am dünnsten ist; sie haben zur irrtümlichen Annahme einer Muscularis mucosae geführt, die der Tube fehlt.

Die Hydatide, Appendix vesiculosa (Morgagni), welche sich bei Erwachsenen nur in 8 % der Fälle findet, wird von Flimmerepithel ausgekleidet.

Der Serosa-Überzug ist durch lockeres Bindegewebe mit der äußeren Muskelschicht verbunden; die ihn bedeckenden, platten Endothelzellen können manchmal nesterförmige Verdickungen an der Oberfläche bilden.

3. Die Gebärmutter oder der Uterus besitzt im wesentlichen dieselbe Schichtung, wie der Eileiter und besteht aus einer im Ruhezustand etwa 1 mm dicken Schleimhaut und aus einer mächtigen Muskelschichte, die wieder größtenteils von einem dünnen Peritonealüberzug (Serosa) bedeckt erscheint.

Die Schleimhaut des Uterus zeigt beim geschlechtsreifen Weibe ein sehr verschiedenes Verhalten, je nach dem Zustande oder der Phase, in der sie sich befindet; man muß als solche, unmerklich ineinander übergehende, aber auf der Höhe der Ausbildung charakteristische Phasen unterscheiden: 1. Das Stadium der Ruhe zwischen zwei Menstruationen (Intervall), 2. die prämenstruelle Zeit, 3. die Menstruation und 4. die postmenstruelle Zeit.

Im Ruhezustande (Intervall) (Fig. 541) wird die Schleimhaut von einem einfachen, zylindrischen oder kubischen Epithel bedeckt, welches sich unverändert in die

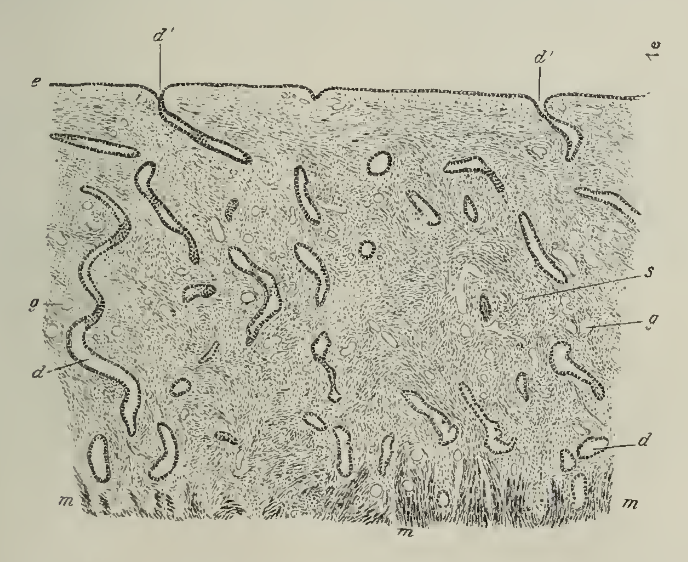


Fig. 541. Uterusschleimhaut aus dem Intervall. Junge Frau. Querschnitt. Pikrinsublimat. *d* Drüsen in Längs- und Querdurchschnitten; *d'* Drüsenmündungen; *e* Oberflächenepithel; *g* Blutgefäße; *m* glatte Muskelbündel; *s* Gewebe der Propria. V. 46. (v. E.)

schlauchförmigen, nur leicht geschlängelten und gleichmäßig dicken Drüsen fortsetzt. Diese stehen nicht sehr dicht, sind vielmehr eher verstreut im Stroma, besitzen meist einen schrägen Verlauf und reichen mit ihren, manchmal gegabelten und umgebogenen Enden da und dort bis in die Muskelschichte hinein.

Fig. 542. Schleimhaut eines prämenstruellen Uterus am senkrechten Durchschnitt. 36 jährige Frau. Müllers Fl. Formol. (Präparat von Prof. Hitschmann.) *E* Oberflächenepithel; *D* erweiterte Drüsen mit zottenartigen Falten; *G* Blutgefäße; *M* innerer drüsenarmer Teil der Propria; *Mu* Muskulatur; *d* unveränderte Drüsenenden, teils schon in der Muskulatur. V. 26.

Das Epithel der Oberfläche, wie der Drüsen, ist während eines Teiles des Intervalles ohne Flimmerhaare, wird aber stets gegen die Menstruation streckenweise zu Flimmerepithel, dessen Zilienschlag vom Fundus der Drüsen gegen deren Mündung und vom Eintritt der Eileiter gegen den Muttermund gerichtet ist. Bei Tieren ist in der Regel ein Flimmerepithel nicht nachzuweisen; es scheint hier nur sehr vorübergehend in Beziehung zur Brunst aufzutreten.

Das Stroma ist ein zartes Flechtwerk feiner Bindegewebsfäserchen, welches, ungemein dicht gedrängt, ästige Zellen mit kugeligem Kern enthält, so daß am gefärbten Schnitt der Eindruck von adenoidem Gewebe hervorgerufen wird. An der Oberfläche der Drüsenschläuche platten sich die Zellen ab und schließen sich zu einer Membrana propria zusammen.

Die Schleimhaut ist ungemein reich an Blut- und Lymphgefäßen; sie geht ohne scharfe Grenze in die Muskelschichte über, so daß im Uterus ebensowenig wie in der Tube eine Submucosa unterschieden werden kann.

Die Muskelschichte läßt beim Menschen drei wenig scharf gesonderte Lagen erkennen: eine innere, von vorwiegend längsverlaufenden Bündeln, eine mittlere, zwischen deren mehr horizontal durchflochtenen Bündeln reichlich weite Gefäße enthalten sind (Stratum vasculare) und eine äußere, die wieder aus Längsbündeln besteht.

Zwischen den Muskelfasern findet sich verhältnismäßig reichlich Bindegewebe, dem in den gröberen Zügen auch elastische Fäserchen beigemengt sind. Solche finden sich stets in der lockeren, vom Peritonealepithel überzogenen Serosa.

In der prämenstruellen Zeit nimmt die Schleimhaut hauptsächlich durch Hyperämie und durch Flüssigkeitsaustritt aus den Gefäßen (Ödem) an Dicke um das 2—3fache zu (Proliferationsstadium) (Fig. 542). Die Drüsen verlieren ihre parallelen Umrisse, werden länger, in ihrem peripheren Abschnitte erweitert, mit buchtigen Aus-

weitungen und papillenartigen Vorragungen dazwischen versehen, so daß sie am Längsschnitt förmlich zickzackartige Knickungen zeigen können. Das Bindegewebe zwischen diesen erweiterten Drüsen wird auf schmale Scheidewände verdrängt.

Umgekehrt werden die zentralen Anteile der Drüsen durch Hypertrophie der Stromazellen, welche zuweilen Deciduazellen (s. u.) ähnlich werden, weiter auseinander gedrängt und komprimiert, so daß dieser innere Teil der Schleimhaut ein mehr kompaktes, durch die weiter voneinander abstehenden Kerne schwächer färbbares, der äußere ein mehr schwammiges Aussehen annimmt.

Gleichzeitig lassen die Drüsenzellen deutlich Sekretionserscheinungen erkennen, welche eine beträchtliche Volumszunahme der Zellen und damit jene eigentümlichen Formveränderungen der Drüsen bedingen.

Diese tiefgreifenden Veränderungen der Uterusschleimhaut stehen nicht nur in zeitlichem, sondern auch in ursächlichem Zusammenhange mit der Ausstoßung eines reifen Eies und gehen Hand in Hand mit den Veränderungen des geplatzten Follikels[1]).

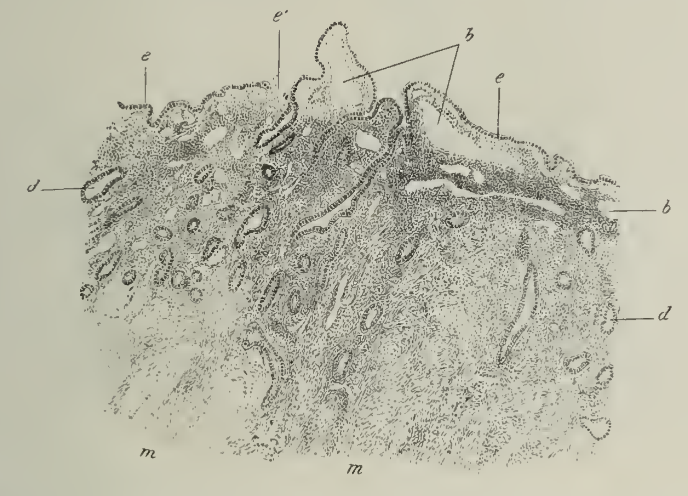


Fig. 543. Menstruierende Schleimhaut des Fundus uteri am senkrechten Durchschnitt. Pikrinsublimat. Präparat von Prof. L. Mandl. *b* erweiterte Bluträume; *d* Uterindrüsen; *e* Oberflächenepithel; *e'* Epitheldefekt und Blutaustritt; *m* innere Muskelschicht in die Schleimhaut übergehend. V. 46. (v. E.)

Für den Fall, daß das Ei befruchtet wird und zur Einbettung kommt, findet es einen vorbereiteten Boden.

Unterbleibt die Nidation, dann kommt es zur Blutung, Menstruation; im entgegengesetzten Falle, wenn ein befruchtetes Ei in den Uterus gelangt, findet keine Blutung statt.

Während der Menstruation kollabiert die Schleimhaut, indem die Drüsen ihr Sekret entleeren und die stark ausgedehnten, oft zu weiten Räumen gewordenen Blutgefäße dicht unter dem Epithel teils zerreißen, teils rote Blutkörperchen aus ihnen durch Diapedese austreten (Fig. 543). Durch diese Blutungen können auch kleinere Partien des Epithels abgehoben, ja sogar mit kleinen Teilchen des Stromas abgestoßen werden; die Schleimhaut wird wund, doch sind diese Gewebsverluste niemals sehr ausgedehnte.

1) Die Ausstoßung des reifen Eies (Ovulation) geht der Menstruation (siehe folgende Seite) voraus, und zwar fällt die Follikelberstung mit dem Proliferationsstadium, die Entwicklung und Reife des Corpus luteum mit dem Höhestadium des Prämenstruums zusammen, während mit der Menstruation die Rückbildung des Corpus luteum beginnt.

Die Drüsen sind in ihren zentralen Abschnitten so kollabiert, daß sie ein Lumen kaum erkennen lassen, ihr Epithel ist niedrig. Auch die ganze Schleimhaut hat an Höhe abgenommen.

Die postmenstruelle Zeit ist durch reichliche Regenerationserscheinungen an den Oberflächen- und Drüsenepithelien, wie auch im Stroma ausgezeichnet. Die Drüsen, welche zunächst sehr eng und gerade gestreckt sind (Fig. 544), nehmen an Länge und Weite zu. Man findet oft reichlich Mitosen ihrer Zellen, und schließlich nehmen sie wieder die geschlängelte bis korkzieherförmig gewundene Gestalt an. Auch im Stroma kommen Mitosen zur Beobachtung; die Resorption des Blutes erfolgt sehr rasch und nahezu stets ohne Bildung von Blutpigment. Das Oberflächenepithel ist schon am ersten Tage nach der Menstruation vollkommen geschlossen.

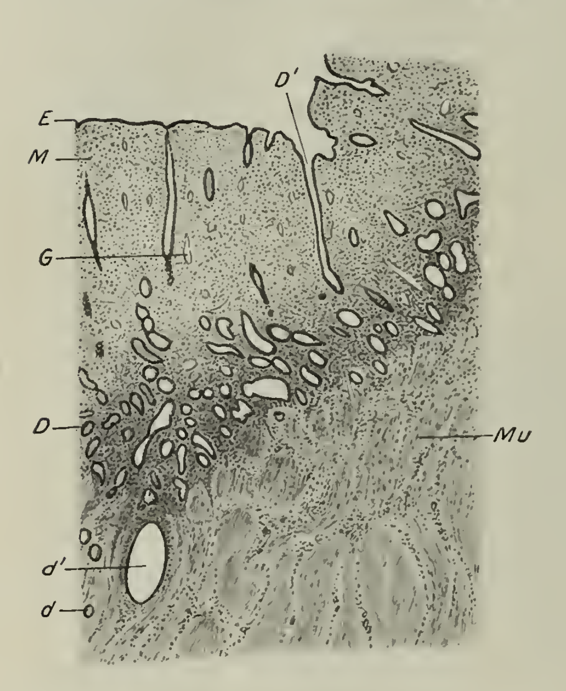


Fig. 544. Schleimhaut und ein Teil der umgebenden Muskulatur des Uterus einer 45jährigen Frau am senkrechten Durchschnitt. Vier Tage nach der Menstruation. Alkohol-Formalin. *E* Oberflächenepithel; *D* Drüsen; *D'* Mündung einer solchen; *G* Blutgefäß; *M* Propria, noch etwas ödematös; *Mu* Muskulatur; *d* ein Drüsenende in der Muskulatur; *d'* ein solches erweitert. V. 26.

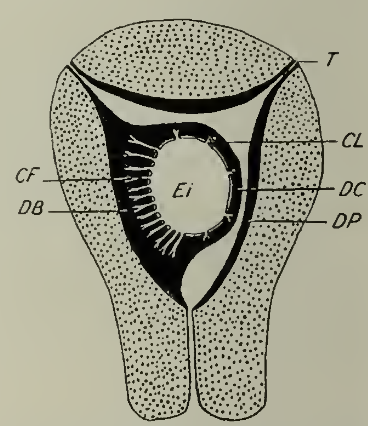


Fig. 545. Schema zur Einbettung des Eies in die Uterusschleimhaut (nach H. Strahl). *CF* Chorion frondosum; *CL* Chorion laeve; *DB* Decidua basalis; *DC* Dec. capsularis; *DP* Dec. parietalis; *T* Tubeneinmündung.

Der schwangere Uterus; Eihäute und Placenta.

Die eingreifendsten Veränderungen erleidet die Schleimhaut und die Muskulatur des Uterus, wenn es mit der Einnistung eines befruchteten Eies zur Schwangerschaft kommt. Die Schleimhaut entwickelt sich dann in ihrem größten Umfange zur Decidua, an einer beschränkten Stelle durch die Verbindung mit den fetalen Eihüllen zur Placenta oder zum Mutterkuchen.

Die glatten Muskelfasern nehmen ganz beträchtlich (um das 7—11fache) an Länge, um das 2—5fache an Breite zu; außerdem werden neue Muskelfasern gebildet, wodurch die Möglichkeit der enormen Größenzunahme der Gebärmutter am Ende der Schwangerschaft verständlich wird.

Decidua und Placenta werden beim Geburtsakt ausgestoßen, und es muß sich nachher eine ganz neue Schleimhaut bilden. Diese Neubildung geht aus von den unan-

sehnlichen Resten des Epithels jener Drüsenschläuche, welche im ruhenden Uterus bis zwischen die Muskelbündel hineingereicht haben (Fig. 544, *d*).

Die verwickelten Verhältnisse der reifen Decidua und Placenta werden nur verständlich, wenn man ihre Entwicklung verfolgt.

Das gefurchte Ei senkt sich an einer Stelle, meist an der vorderen oder hinteren Uteruswand, nahe dem Fundus, in die mütterliche Schleimhaut ein (Fig. 545), welche durch die prämenstruellen Veränderungen zur Aufnahme des Eies vorbereitet ist, und kommt mitten in die kompakte Schichte der Schleimhaut zu liegen.

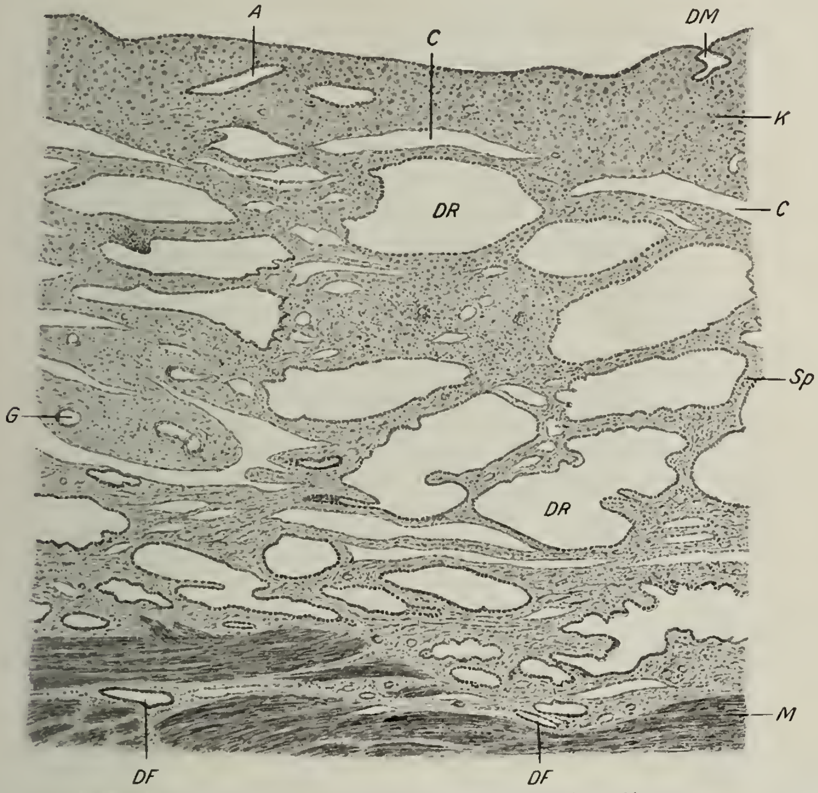


Fig. 546. Decidua parietalis (vera) von einer dreimonatigen Schwangerschaft. 10% Formol. *A* Ausführungsgang eines Uterinschlauches; *C* erweiterte Kapillaren; *DF* Drüsenfundi, teilweise in der Muskulatur steckend; *DM* Drüsenmündung; *DR* stark erweiterte Drüsenräume; *G* Blutgefäße; *K* Kompacta; *M* Muscularis; *Sp* Spongiosa. V. 30.

Diese Einsenkung, welche wahrscheinlich durch die aktive Protoplasmatätigkeit des Eies erfolgt, verhindert das Eintreten der Menstruation.

Der Teil der Schleimhaut, welcher zwischen Ei und Muskelwand des Uterus gelegen ist, wird zur sog. Decidua basalis (serotina), der zwischen Eioberfläche und Uteruslumen zur Decidua capsularis (reflexa), und die übrige Schleimhaut wird zur Decidua parietalis (vera).

Die Decidua parietalis, welche bald nach der Einpflanzung des Eies eine charakteristisch gefelderte Oberfläche zeigt, nimmt bis zum 5. Monate an Dicke zu (bis auf 1 cm); hauptsächlich durch Ausdehnung der Drüsenräume (Fig. 546), sowie Vermehrung und Umwandlung der Stromazellen in die großen, epitheloiden Deciduazellen. Diese besitzen meist polygonale Form, eine Größe von 30—100 μ, in der Regel nur einen

Kern, selten mehrere. Doch können einzelne Deciduazellen zu Riesenzellen mit 30 bis 40 Kernen werden.

Sie enthalten neben einem deutlichen Netzapparat auch Glykogen, in späteren Stadien Pigment.

Vom 4. Monate an werden sie kleiner, mehr spindelförmig, parallel zur Schleimhautoberfläche, was mit der Dickenabnahme der ganzen Decidua parietalis durch den Druck der wachsenden Frucht zusammenhängt. Diese Dickenabnahme geht herunter bis auf



Fig. 547. Aus einem Durchschnitt durch den Rand der Placenta eines 79 mm langen Embryos. Zenkers Flüssigkeit. *C* Kompakte Schicht der Decidua; *CP* Chorionplatte; *DB* Decidua basalis; *DC* Decidua capsularis; *DP* Decidua parietalis; *DPf* Deciduapfeiler; *Dr* Uterindrüsen; *E* Amnionepithel; *FG* fetales Gefäß in Zotten eintretend; *HW* Haftwurzel; *I* intermediäre Schicht; *MB* mütterliche Bluträume; *NF* Fibrinoid (Nitabuch); *RS* Randsinus; *Sp* spongiöse Schicht der Decidua; *T* Trophoplastüberzug; *U* Uteruslumen; *Z* Chorionzotte; *ZG* Zottengefäß; *a* Verbindung des Randsinus mit einer Uterinvene *b*; *c* stark erweitertes Gefäß. V. 8. (Für dieses Objekt bin ich Prof. F. Hochstetter zu Dank verpflichtet.)

1—2 mm; dabei läßt die Decidua eine Sonderung in zwei nicht scharf getrennte Schichten, die oberflächliche kompakte und die tiefe, spongiöse Schichte erkennen (Fig. 546).

Erstere besteht hauptsächlich aus den Deciduazellen, stark erweiterten Bluträumen und nur spärlichen, geraden Drüsenmündungen. Letztere wird hauptsächlich aus den erweiterten, stark in die Länge gewachsenen, mit ins Innere vorspringenden Epithelpapillen versehenen Drüsen gebildet.

Vom 2. Monate an bilden sich diese Drüsen zurück und wandeln sich in parallel zur Oberfläche gestellte Spalten um, die von abgeplatteten, stellenweise verschmolzenen

Epithelzellen ausgekleidet werden. Endlich geht auch dieses Epithel verloren, ebenso, wie das Oberflächenepithel gegen Ende des dritten Monates verloren geht. Nur die zwischen die Muskeln eingesenkten blinden Drüsenschläuche behalten ein kubisches Epithel, von dem aus nach Ausstoßung der Frucht und der Decidua die Regeneration der Uterusschleimhaut erfolgt.

Das Chorionektoderm des Eies oder der Trophoblast, welcher die Fähigkeit hat, mütterliches Gewebe zu zerstören und die Zerfallsprodukte zu resorbieren, um sie als Nahrung (Embryotrophe) dem Ei zuzuführen, treibt solide Sprossen in das mütterliche Gewebe; beim Menschen anfänglich am ganzen Umfange des Eies, so daß eine solche Keimblase aus dem 2. Monate ringsum mit zierlichen Zöttchen besetzt erscheint. Etwa vom 3. Monate an bilden sich diese Zotten wieder zurück, mit Ausnahme jener Stelle, an welcher die Placenta entsteht. Diese wird als Chorion frondosum (Fig. 545) im Gegensatze zur übrigen Oberfläche, dem Chorion laeve, bezeichnet.

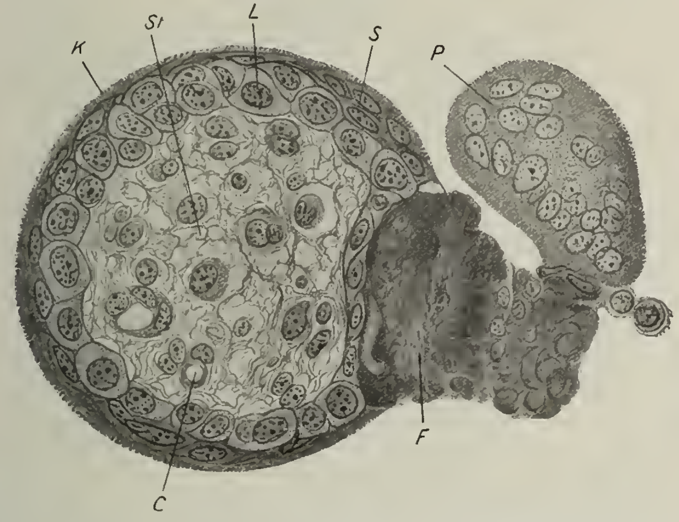


Fig. 548. Eine Zotte der Placenta des Embryo von 79 mm Sch. St. Länge. Objekt wie Fig. 547. *C* Kapillare; *F* Fibrinoid; *K* Bürstensaum; *L* Langhanssche Schicht; *P* gestielte Proliferationsinsel; *S* Syncytium; *St* Stroma. V. 500.

Die Anzahl der Zotten, welche sich am Chorion frondosum weiter entwickeln, beträgt etwa 15—20 und entspricht den späteren Kotyledonen der Placenta.

Das Epithel dieser sprossenden Zotten wandelt sich bald oberflächlich in ein Syncytium um, und dieser synzytiale Trophoblast eröffnet die ausgedehnten mütterlichen Bluträume. In die zunächst rein epithelialen Sprossen (Primärzotten) wachsen bald fetales Mesoderm und dann Gefäßschlingen ein, und so entstehen die Chorionzotten.

Diese wuchern mächtig weiter, verästeln sich reichlich baumartig und ragen in die, durch Verschmelzung immer mehr an Ausdehnung zunehmenden, mütterlichen Bluträume entweder frei hinein (freie Zotten) (Fig. 547) oder wachsen bis an die Decidua basalis compacta heran und verwachsen mit ihr oder deren Septen als Haftzotten.

Die Septen kommen dadurch zustande, daß die vorwachsende Spitze jedes Zottenbüschels resorbierend tiefer in die Decidua eindringt, so daß zwischen den Zottenbäumchen Scheidewände von Decidnagewebe, welches die Arterien enthält, stehen bleiben und kraterartige Räume begrenzen. Am Durchschnitt stellen diese Scheidewände die sog. Deciduapfeiler (vgl. das Schema Taf. XIV, Fig. 550) dar, aus denen sich die Septen der Placenta entwickeln.

Das ursprünglich mehrschichtige Epithel der Zotten wird bald auf zwei Schichten reduziert (Fig. 548): eine Deckschicht, das Synzytium, welche die mütterlichen

Bluträume begrenzt und so einerseits die Blutgerinnung verhindert, andererseits der Resorption dient, und eine darunter gelegene Grundschicht von getrennten, kubischen Epithelzellen, welche als Langhanssche Zellschicht bezeichnet wird. Ihre Elemente besitzen scharfe Grenzen, helle Körper und vermehren sich durch Mitose.

Das Synzytium besitzt stark färbbare Kerne, die sich direkt teilen; besonders an den Zottenenden sind die Kerne oft gehäuft, bilden Proliferationsinseln oder -knospen, die, durch den Schnitt abgetrennt, wie vielkernige Riesenzellen erscheinen (Fig. 548).

Die Oberfläche des Synzytiums läßt oft einen senkrecht gestrichelten Saum (Bürstensaum) erkennen, der anfänglich dem an der Oberfläche tätiger Ostoklasten (vgl. Fig. 211,

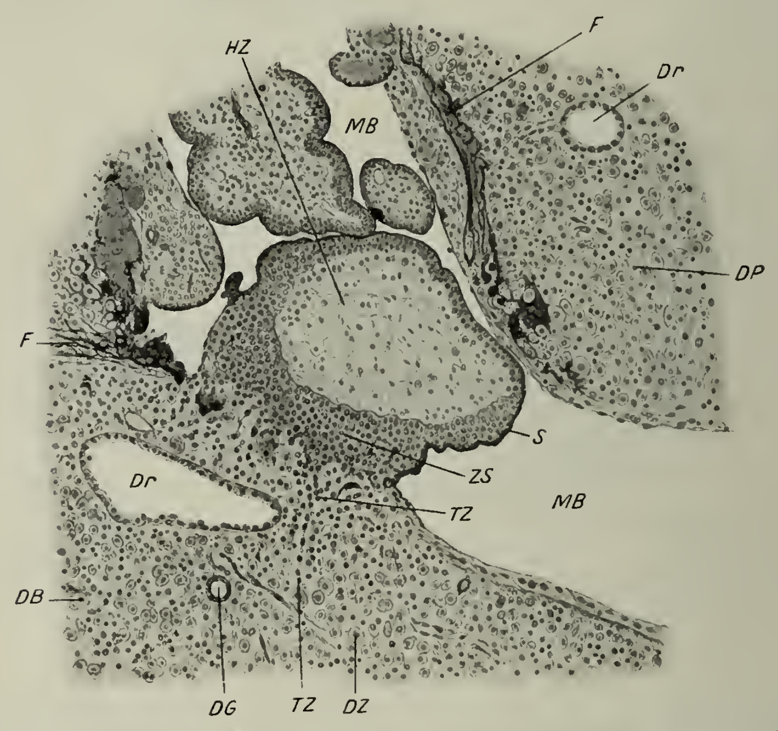


Fig. 549. Eine der in Fig. 547 mit *HW* bezeichneten Stelle benachbarte bei 70facher Vergrößerung. Einsenkung einer Haftzotte *HZ* in die Decidua basalis *DB*; *DG* mütterliches Gefäß in der Decidua; *Dr* Uterindrüsen; *DP* Deciduapfeiler; *DZ* Deciduazellen; *F* Fibrinoid; *MB* mütterlicher (intervillöser) Blutraum; *S* Syncytium; *TZ* Throphoblastzellen in die Decidua einwandernd; *ZS* Zellsäule.

Taf. VIII), später dem Kutikularsaum des Darmepithels vergleichbar ist. Das Synzytium enthält auch kleinste Fettröpfchen und basophile Körnchen.

Die Haftzotten werden oft durch säulenförmige Trophoblastmassen (Zellsäulen, Fig. 549) mit der Uteruswand verbunden. Auch an freien Zotten können große, zusammenhängende Trophoblastmassen, deren Zellen wie gequollen erscheinen, erhalten bleiben. Man hat sie als Zellinseln oder Zellnester bezeichnet.

So wird die Placenta aus einem embryonalen Anteil, der Placenta fetalis und aus einem mütterlichen, der Pl. uterina s. materna gebildet.

Die Placenta fetalis besteht aus einer bindegewebigen Platte der Membrana chorii (Fig. 547), von der die Zotten ausgehen und in welcher sich die Gefäße des Embryos, welche aus dem Nabelstrang kommen und in ihn zurückkehren, ausbreiten.

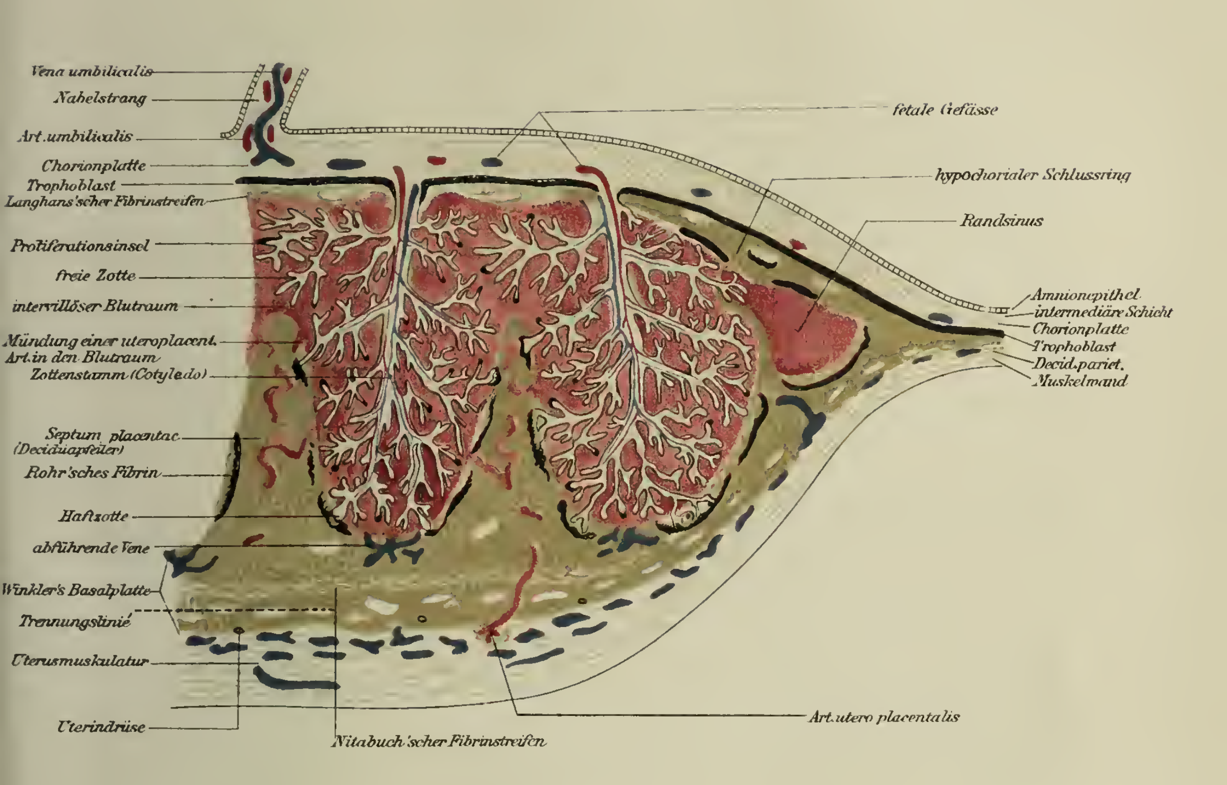


Fig. 550.

Schema der menschlichen Placenta. Zwei Kotyledonen und der Rand der Placenta dargestellt. Die Trophoblastschale schwarz.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

H. F. Jütte, Kunstanstalt, Leipzig.

Von den Arteriae umbilicales gehen Äste in die Zotten hinein und lösen sich hier in ein ganz oberflächlich gelegenes Kapillarnetz auf. Aus ihm sammeln sich Venen, die wieder mit den Arterien zurückkehren, sich zur Vena umbilicalis vereinigen, die wieder in den Nabelstrang eintritt.

An der Außenfläche wird die Membrana chorii anfänglich von demselben Trophoblastepithel, später von der doppelten Schichte des Synzytiums und der darunter liegenden Langhansschen Schichte überzogen, wie die Zotten. Mit dieser Membrana chorii verklebt innen vom 3. Monate an das Amnion, das aus einem einfachen, platten bis zylindrischen Epithel und aus einer zarten, gefäßlosen Bindegewebsschichte besteht.

Das Epithel zeigt an der freien Oberfläche seiner Zellen eigentümliche, bürsten-, oft sogar peitschenförmige Aufsätze, welche mit der sekretorischen Tätigkeit dieser Zellen (Absonderung des Amnion- oder Fruchtwassers) in Beziehung stehen.

Das Amnion setzt sich auch auf die Oberfläche des Nabelstranges fort, auf welchem das Epithel zu einem ein-, stellenweise auch mehrschichtigen Plattenepithel wird.

Die Placenta materna besteht aus der äußeren, spongiösen und der inneren, kompakten Schichte der Uterusschleimhaut, welche zur sog. Basalplatte (Winkler) wird, von der sich die Septen erheben. Diese erreichen die Chorionplatte nur am Rande der Placenta, während sie im Inneren schalenartige Räume begrenzen, welche mit dem einheitlichen Raum unter der Chorionplatte zusammen den wichtigsten Teil der Pl. materna, den mütterlichen Blutraum (Placentarraum) darstellen, in welchen die Chorionzotten eintauchen, teils freischwimmend, teils als Haftzotten an den Septen oder an der Basalplatte befestigt (Fig. 550, Taf. XIV).

Dieser Blutraum kann daher auch als Gesamtheit der intervillösen Räume betrachtet werden. In diese ergießen die Uterinarterien unmittelbar ihr Blut, und ebenso unmittelbar geht es in die Uterusvenen über. Erstere verlaufen, wie erwähnt, in den Septen, letztere münden oder nehmen ihren Anfang in der Mitte, am Boden der von den Septen begrenzten Räume.

Es ist somit sowohl der fetale, wie der mütterliche Kreislauf, jeder für sich geschlossen und einer vom anderen vollkommen unabhängig. Ein wechselseitiger, stofflicher Austausch zwischen mütterlichem und fetalem Blut findet nur durch das Zottenepithel hindurch statt, dem daher eine große Bedeutung zukommt.

In der Basalplatte und in den Septen treten vom 3. Monate an Riesenzellen, teils fetalen, teils mütterlichen Ursprunges (symplasmatische Bildungen), auf.

Ist nun das Ei so groß geworden, daß die Decidua capsularis ringsum stark an die D. parietalis angepreßt wird, so beginnt sich erstere zurückzubilden (vom 4. Monate an). Alle ihre Gewebe verfallen einer fibrinoid-hyalinen Degeneration, deren Endprodukt eine fibrinartige, stark oxyphile Masse ist. Im 6. Monate ist nichts mehr von der D. capsularis vorhanden; nur an der Umschlagstelle erhält sich längere Zeit Deciduagewebe. Das Chorion liegt dann direkt der D. parietalis an, mit ihr durch fibrinoide Massen verbunden.

Nach anderen Autoren soll die D. capsularis einfach mit der D. parietalis verkleben.

Durch die fortschreitende Oberflächenvergrößerung beim Wachstum werden die Trophoblastmassen immer mehr zurückgebildet. Zunächst wird die Langhanssche Schichte fast ganz in das Synzytium aufgenommen, so daß der Zottenüberzug seine Zweischichtigkeit verliert und die Zotten nur mehr vom Synzytium überzogen werden. Das Stroma nimmt in den stärkeren Zotten einen fibrillären Charakter an, während in den feineren Ästchen das embryonale Gallertgewebe erhalten bleibt. Unter dem Synzytium verdichtet es sich zu einer Membrana propria, in welcher das Kapillarnetz eingeschlossen ist.

Aber auch das Synzytium wird stark gedehnt und schwindet an verschiedenen Stellen; einmal zwischen den Zottenursprüngen an der Außenfläche der Chorionplatte.

An seine Stelle tritt, um die Mitte der Schwangerschaft, ebenfalls Fibrinoid, das als fast zusammenhängender Streifen (Langhansscher oder hypochorialer Streifen) sichtbar wird.

Dann schwindet es auch da und dort auf den Zotten, wo ebenfalls fibrinartige Massen den Defekt decken. Auch die peripheren Trophoblastmassen gehen unter reichlicher Fibrinoidbildung zugrunde; so entsteht in der Decidua nach außen von dem intervillösen Blutraum eine Lage von Fibrinoid, der sog. Nitabuchsche Fibrinstreifen, dem degenerierte Trophoblast- und Riesenzellen aufgelagert sind, deren Gesamtheit eben die Basalplatte von Winkler bildet.

Weniger regelmäßige Fibrinoidablagerungen finden sich unmittelbar um den intervillösen Blutraum an den Deciduapfeilern als Rohrscher Streifen.

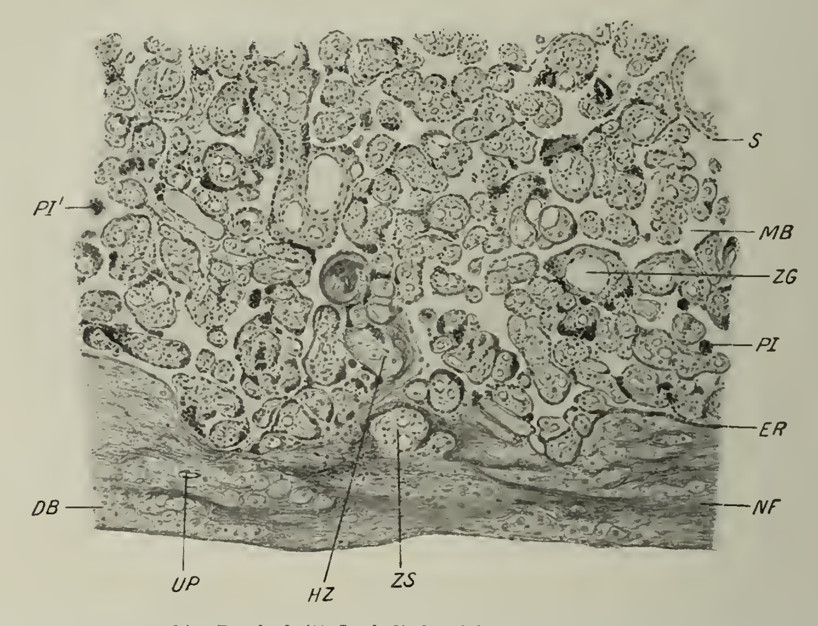


Fig. 551. Aus einem senkrechten Durchschnitt durch die Basalplatte einer reifen geborenen Placenta. Zenkers Flüssigkeit. *DB* Decidua basalis; *ER* Epithelrest am Boden des intervillösen Raumes; *HZ* Haftzotte; *MB* mütterlicher (intervillöser) Blutraum; *NF* Nitabuchscher Fibrinstreifen; *PI* Proliferationsinsel; *PI'* tangential abgetrennt; *S* Syncytium an der Oberfläche der Zotten; *UP* utero-plazentales Gefäß; *ZG* fetales (Zotten-)Gefäß; *ZS* Zottenstroma in Fibrinoid eingeschlossen. V. 80.

In allen diesen fibrinoiden Massen sind stellenweise deutlich hellere Kanäle sichtbar, weshalb man sie auch als kanalisiertes Fibrin bezeichnet hat; da es sich aber durchaus nicht einfach um Fibrin handelt, ist es zweckmäßiger, von Fibrinoid zu sprechen.

Auch die Zellinseln und Zellsäulen verschwinden unter Bildung von Fibrinoid; letztere sind dort, wo sie in großen Massen auftreten, durch ihre weiße Farbe schon makroskopisch sichtbar und als weiße Infarkte bekannt.

Sowohl an der Außenfläche der Chorionplatte, als auch in der Basalplatte, werden Zotten in die fibrinoiden Massen eingeschlossen und degenerieren (Fig. 551, *ZS*). An letzterer Stelle können von ihnen nur noch die erweiterten Gefäße übrig bleiben, die dann frei in der Basalplatte zu liegen scheinen und als chorio-deciduale Gefäße bezeichnet werden.

Die Arterien, 3—5 an der Zahl für jede Cotyledo, verlieren nach dem Durchtritt

durch die Basalplatte alle ihre Schichten, bis auf das Endothel und verlaufen korkzieherartig in den Septen. Die Anzahl der abgehenden Venen ist geringer (2—3).

Den Rand der Placenta bildet der hypochoriale Schlußring (die Schlußplatte). Er besteht aus Deciduagewebe, sowie dem letzten Rest von Chorionektoderm mit atrophischen Zotten und schiebt sich zwischen das Chorionbindegewebe und den Langhansschen Fibrinstreifen ein. Hier bilden die Venen auch einen, nicht vollkommen geschlossenen Randsinus, der mit Venen des Uterus in Verbindung steht (Fig. 547).

Die Loslösung der Placenta, welche einen Durchmesser von 15—25 cm, eine Dicke von 2—4 cm und ein Gewicht von 500 g erreicht, findet bei der Geburt in der spongiösen Schichte statt. Daher erscheint die Außenfläche des ausgestoßenen Mutterkuchens rauh, blutreich und durch tiefe Furchen in Lappen, die Cotyledonen, geteilt.

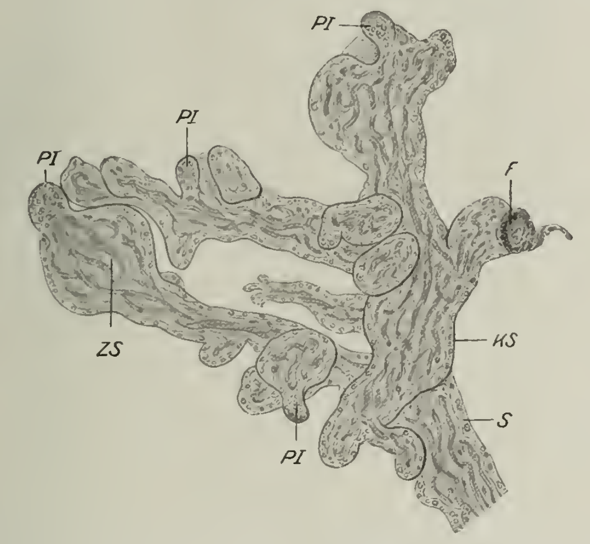


Fig. 552. Frisch isoliertes Zottenbäumchen aus einer reifen Placenta des Menschen. Gefäße natürlich gefüllt. *F* Fibrinoid; *KS* Kutikularsaum; *PI* Proliferationsinsel; *S* Synzytium; *ZS* Zottenstroma mit Gefäßen. V. 80.

Jede Cotyledo besteht aus einem Baum von Chorionzotten, der von einem Stück der Basalplatte bedeckt und durch ein schalenartiges Septum vom Nachbarraum getrennt wird. Die Innenfläche der Placenta erscheint glatt, weißlich, infolge des Amnionüberzuges

Zerzupft man ein Stück frischer Placenta in Kochsalzlösung, so isoliert man zierliche Zottenbäumchen, welche von einem hellen, stark lichtbrechenden, nach innen mit Zacken vorspringenden Saum überzogen werden (Fig. 552). Er scheint vielfach den gefüllten Randkapillaren, welche rot durchschimmern, unmittelbar aufzusitzen, oder er wird von ihnen höchstens durch eine zartstreifige Lage des Stromas getrennt.

Dieser Saum ist das Synzytium, jene körnige Protoplasmamasse, in welcher die Kerne unregelmäßig verteilt sind und, besonders an den Zottenenden, oft reichliche Anhäufungen (Proliferationsinseln) zeigen. Dieses Synzytium wird beim Zerzupfen oft wie ein Handschuhfinger vom Zottenstroma abgestreift und kann dann von der Fläche gesehen werden.

Die äußere Fläche ist von dem, oft senkrecht gestreiften Saum überzogen. Von der Innenfläche gesehen, zeigt das Synzytium oft tiefe Gruben oder Kammern, welche den Vorbuchtungen der Kapillarschlingen entsprechen. Zwischen den Zotten sieht man reichlich Blut, dessen Elemente wegen ihrer Frische meist gut erhalten sind, so daß die Erythrozyten die normale Form glatter, bikonkaver Scheibchen zeigen.

Von anderen Elementen kommen gelegentlich die großen, einkernigen, epithelartigen Deciduazellen, auch mehrkernige Riesenzellen zur Beobachtung, mit denen aber isolierte Proliferationsinseln nicht verwechselt werden dürfen; endlich können auch Erythroblasten und nicht selten Amöben zur Beobachtung kommen.

Der Nabelstrang ist in der Mehrzahl der Fälle von links nach rechts gewunden und besitzt eine glatte, glänzende Oberfläche infolge der Bedeckung durch das Amnion, das untrennbar mit seiner Oberfläche verwächst. Daher bildet das einfache bis mehrschichtige Plattenepithel seine oberste Schichte.



Fig. 553. Sagittalschnitt durch die hintere Hälfte der Portio vaginalis uteri und des Fornix vaginae einer jungen Frau. Pikrinsublimat. *F* Fornix vaginae; *M* Muskelhaut des Gebärmutterhalses, den Sphincter uteri bildend; *M'* Muskelhaut der Scheide; *O* Orificium externum uteri; *S* Schleimhaut der Cervix; *S'* Schleimhaut der Scheide; *d—d'* Drüsen der Cervix; *e* Zylinderepithel; *f* Lymphfollikel; *pe* Beginn des hohen Pflasterepithels mit Papillen; *v* Venen. V. 10. (v. E.)

Im Innern umschließt das eigentümliche, gallertartige Bindegewebe (S. 110) zwei Arterien und eine Vene, die am Querschnitt durch den frischen Nabelstrang oft etwas vorragen. Die Arterien sind meist enger und dickwandiger als die Vene.

Weiter enthält er die Reste des Allantoisganges in Form eines soliden Epithelfadens oder verstreuter Epithelperlen, die von einigen konzentrischen Lagen des Bindegewebes umschlossen werden. Auch in der Umgebung der Gefäße und an der Oberfläche zeigt das Gallertgewebe eine konzentrische, am Durchschnitt lamellenartige Schichtung und nicht selten weite, mit schleimhaltiger Flüssigkeit erfüllte Spalträume.

Der Dottergang verschwindet frühzeitig ganz, ist daher am reifen Nabelstrang in der Regel nicht mehr nachweisbar.

Der Dottersack oder das Nabelbläschen liegt zwischen Chorion und Amnion.

Im Bereich der Cervix (Fig. 553) zeigen Epithel, wie Drüsen, andere Verhältnisse als im Corpus uteri. Ersteres ist ein Schleim sezernierendes, letztere sind voluminöser, deutlicher verzweigt, mit rundlichen, seitlichen Ausbuchtungen und Endstücken versehen. Sie werden ebenfalls von schleimbereitendem Zylinderepithel ausgekleidet, das besonders während der Menstruation lebhaft sezerniert. Diese Drüsen zeigen nicht selten Obliteration ihres Ausführungsganges und infolgedessen zystische Erweiterungen. Solche rundliche, mit Schleim erfüllte Hohlräume hat man als Ovula Nabothi bezeichnet.

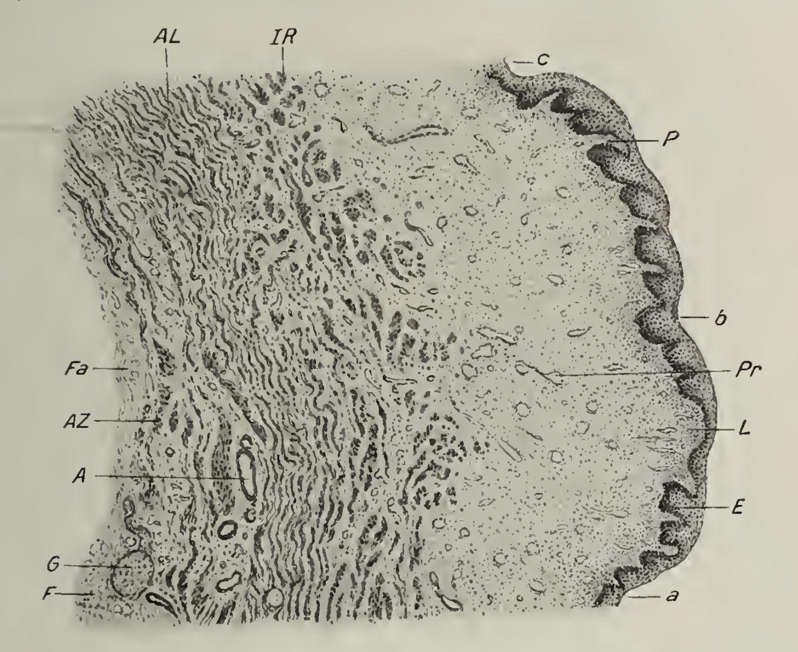


Fig. 554. Vordere Wand der Scheide einer jungen Frau im Längsschnitt. Pikrinsublimat. *A* stärkere Arterie in der Muskelwand; *AL* äußere Längsfaserschicht; *AZ* äußere zirkuläre Faserbündel der Muskelwand; *a*, *b*, *c* Furchen zwischen den Rugae, deren zwei im Durchschnitt abgebildet sind; *E* geschichtetes Pflasterepithel; *F* Fettläppchen; *Fa* Faserhaut; *G* Ganglion; *IR* innere Ringfaserschichte; *L* von Leukozyten infiltrierte Papillenschicht der Propria *Pr*; *P* Papille. V. 26.

Am äußeren Muttermunde geht das einfache Zylinderepithel plötzlich in geschichtetes Pflasterepithel über. Dieser Übergang ist individuellen Schwankungen unterworfen; oft greift das Zylinderepithel noch eine Strecke weit auf den Muttermund über. Da nun am frischen Objekt die Schleimhaut dort, wo sie von Zylinderepithel bedeckt ist, rötlich, im Bereich des Pflasterepithels mehr trübe, grau-weißlich erscheint, machen solche übergreifende Inseln von Zylinderepithel den Eindruck von Erosionen, als welche man sie auch, aber ohne Recht, beschrieben hat.

4. Die Scheide (Vagina) (Fig. 554) besteht aus einer Schleimhaut, die, besonders an der hinteren, quergerunzelten Wand, hohe, schlanke Papillen trägt und von einem dicken, geschichteten Pflasterepithel überzogen wird. Die oberflächlichen Zellen dieses Epithels enthalten Keratohyalinkörnchen, ohne daß es aber zur Verhornung käme. Eine solche tritt aber bei Scheidenvorfall ein. Drüsen fehlen in der Regel, können aber ausnahmsweise in den obersten Teilen vorkommen und ähneln dann den Zervikaldrüsen.

Die Propria besteht aus lockerem Bindegewebe und enthält ein oberflächliches, dichtes, elastisches Fasernetz, das durch radiäre Fasern mit tiefer gelegenen, lockeren Netzen zusammenhängt. Gelegentlich werden in ihr größere Ansammlungen von Lymphozyten bis zu ausgesprochenen Solitärknötchen beobachtet; daher trifft man im Epithel regelmäßig eine wechselnde Anzahl durchwandernder Leukozyten. Ungemein reich ist die Schleimhaut an kleineren Venen, die engmaschige Geflechte bilden.



Fig. 555. Kleine Schamlippe einer jungen Frau am Querschnitt. Pikrinsublimat. *e* Epithel; *n* Nervenbündel; *p* Papillen; *t* Talgdrüsen. Die Gefäße erscheinen als leere Lücken. Die dunkel gehaltenen Teile zwischen den Gefäßen enthalten besonders zahlreiche elastische Fasern. V. 12. (v. E.)

Die Schleimhaut geht unvermerkt in eine Muskelhaut über, deren glatte Faserbündel durch reichliches Bindegewebe, mit elastischen Fasern, getrennt werden und aus wiederholt sich kreuzenden und durchflechtenden Lagen quer- und längsverlaufender Faserzüge bestehen; doch überwiegen in der äußersten Schichte die längsverlaufenden Bündel.

Auf die Muskelhaut folgt eine Faserhaut aus derberen Faserbündeln innen, mehr locker gewebten außen. Sie enthält einen Venenplexus, sowie stärkere Nerven mit kleineren Ganglien.

Der Hymen ist eine dünne, bindegewebige Platte mit den Schichten der Scheidenschleimhaut.

Im Vestibulum vaginae kommen in der Umgebung der Harnröhrenmündung, dann auch in der der Clitoris, kleine Drüsen vom Bau der Urethral- (Littreschen) Drüsen vor, die aber viel Schleimzellen enthalten. Man bezeichnet sie auch als Glandulae vestibulares minores.

Die Clitoris zeigt im kleinen den Bau der Corpora cavernosa und der Glans penis des Mannes, und ihre Glans ist auch mit besonderen Nervenendkörperchen ausgestattet.

In das Vestibulum, seitlich vom Ansatz des Hymen, münden die Glandulae vestibulares majores oder Bartholinischen Drüsen, deren Körper am hinteren Ende der Vorhofszwiebel gelegen ist.

Der feinere Bau dieser Drüsen stimmt vollkommen mit jenem der Bulbourethraldrüsen des Mannes überein (S. 433). Auch ihre Ausführungsgänge zeigen ein hohes, mehrreihiges Zylinderepithel, das durch ein geschichtetes in Pflasterepithel übergeht.

Die kleinen Schamlippen oder Labia pudenda minora (Fig. 555) besitzen ein geschichtetes Pflasterepithel, dessen tiefste, kubische bis zylindrische Schichte durch Einlagerung brauner Pigmentkörnchen ausgezeichnet ist. An der Oberfläche wird es von einer dünnen Hornschichte bedeckt, zeigt also bereits den Charakter der Epidermis.

Die bindegewebige Grundlage ist ein ungemein gefäß- und nervenreiches, fettfreies Bindegewebe mit reichlichen elastischen Fasern; sie erhebt sich in hohen Papillen, welche bis nahe an die Oberfläche reichen, in das Epithel. Diese Papillen enthalten Meißnersche Tastkörperchen, während die bindegewebige Grundlage zahlreiche Tastkolben einschließt.

In das Bindegewebe sind auch zahlreiche, große Talgdrüsen, ohne Haare, eingelagert, welche an beiden Flächen ausmünden. Sie fehlen beim Neugeborenen und entwickeln sich erst im Laufe des ersten Lebensjahres. Im Greisenalter bilden sie sich fast ganz zurück.

Die großen Schamlippen besitzen den Bau der äußeren Haut, also neben Talgdrüsen mit Haaren auch Schweißdrüsen. Die tiefste Zellage ihrer Epidermis ist ebenfalls pigmentiert. Innen ist die Hornschichte dünn, aus flachen, außen aus mehreren Lagen blasiger Zellen bestehend.

Das Innere der großen Labien wird von Fettgewebe erfüllt, welches von starken Bindegewebsbalken, die auch stärkere elastische Fasern führen, in Läppchen geteilt wird. Hier finden sich Lamellenkörperchen eingelagert.

Die Milchdrüsen

bestehen aus einer größeren Anzahl (15—20) tubulo-alveolärer Einzeldrüsen, welche für sich aus zahlreichen Läppchen zusammengesetzt sind und deren Gesamtheit das Corpus mammae darstellt.

Die Ausführungsgänge der einzelnen Läppchen sammeln sich zu dem verhältnismäßig weiten Milchgang jeder Einzeldrüse, der in das spindelförmig erweiterte Milchsäckchen (den Milchsinus) übergeht. Die Milchsäckchen verschmälern sich wieder und münden gesondert mit engen Öffnungen auf der Brustwarze, Mammilla

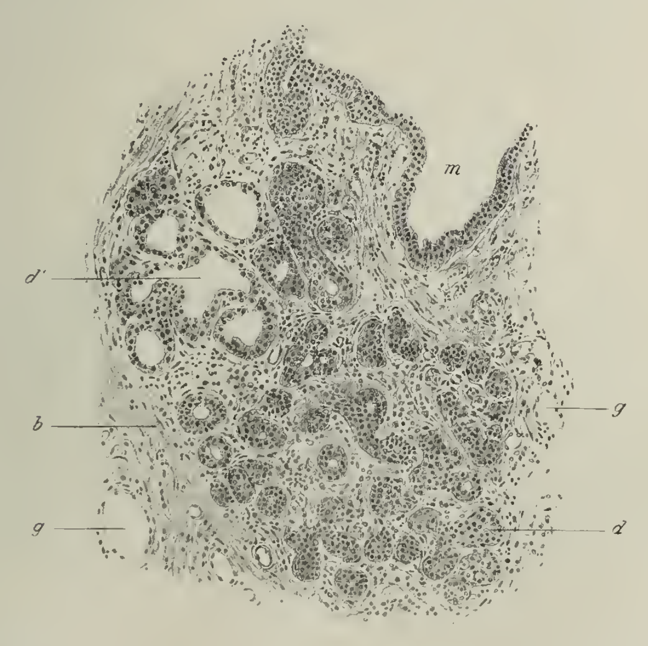


Fig. 556. Milchdrüsenläppchen vom Weibe mit teilweise ruhenden (*d*), teilweise halb ausgebildeten Alveolen *d'*. *b* sehr zellreiches Bindegewebe zwischen den Alveolen; *g* interlobuläres Blutgefäß; *m* größerer Milchgang mit zweireihigem Epithel, nur zur Hälfte dargestellt. V. 110. (v. E.)

(Fig. 559). Das Epithel der Ausführungsgänge ist ein einfaches bis zweireihiges Zylinderepithel, das nahe der Mündung in geschichtetes Pflasterepithel übergeht.

Im ruhenden Zustande zeigen die Drüsenkörper Aussehen und Bau embryonaler, sprossender Drüsen; solide oder nur mit ganz engem Lumen versehene Epithelstränge mit kolbigen Endteilen, durch reichliches Bindegewebe getrennt (Fig. 556).

Erst, wenn es zur Milchabsonderung kommen soll, beginnen die Stränge zu sprossen, indem zahlreiche Mitosen in ihnen auftreten, und es erfolgt vom Hauptgang aus die Bildung einer Lichtung. Die Gänge werden sehr ausgedehnt und treiben weite, seitliche Ausbuchtungen, Alveolen, welche das Bindegewebe bis auf dünne Scheidewände verdrängen. So entsteht im Durchschnitt ein Bild, welches an die Alveolengänge der Lunge erinnert (Fig. 557). Die Alveolen werden von einem einfachen, platten bis



Fig. 557. Läppchen einer laktierenden Milchdrüse vom Weibe mit stark ausgedehnten Alveolen am Durchschnitt. Der Lebenden entnommen. Kochsalz-Sublimat. *a* Alveolen im Profil; *a'* im Querschnitte; *a''* tangential angeschnitten; *g* Alveolengang im Längsschnitte; *g'* im Querschnitte; *i* interlobuläres Bindegewebe. V. 110. (v. E.)

zylindrischen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen an der Innenfläche manchmal hügel- oder zungenartig vorragen (Fig. 558). Zwischen Epithel und Membrana propria finden sich Korbzellen oder spindelförmige Zellen kontraktiler Natur, ähnlich, wie in den Speichel- oder Schweißdrüsen.

Die Zellen enthalten einen kugeligen Kern mit deutlichem Kernkörperchen und fadenförmige Plastokonten in ihrem Protoplasma, die man mit der Entstehung des Sekretes in Zusammenhang gebracht hat.

Dieses wird in Form kleiner und durch Zusammenfluß größer werdender Fettkügelchen im inneren Abschnitte des Zellkörpers erzeugt, welcher oft blasenförmig vorgewölbt erscheint. Die Kügelchen werden mit einer zarten Hülle eiweißartiger Substanz, welche ihr Zusammenfließen in der Milch verhindert, in das Lumen abgesondert.

Die Milchdrüsen sezernieren also nach Art der apokrinen Schweißdrüsen, von denen sie auch phylogenetisch abzuleiten sind.

In der laktierenden Milchdrüse sind die Alveolen von Milchkügelchen erfüllt, und das Epithel ist oft durch Sekretstauung abgeplattet.

Die Milch ist eine Emulsion von Fetttröpfchen (Milchkügelchen), welche ihr die weißliche Farbe verleihen; außerdem enthält sie Eiweißstoffe (Kasein) und Kohlehydrate (Milchzucker).

Im Beginn der Milchsekretion findet man zahlreiche Zellen, sog. Colostrumkörperchen, im Sekrete, welche später fehlen und erst wieder am Ende der Laktationsperiode auftreten. Es sind kugelige Zellen mit polymorphen Kernen, vollgepfropft mit Milchkügelchen und Fetttröpfchen von stark gelber Farbe. Man hat sie als Beweis für eine zellige Sekretion deuten wollen, doch handelt es sich nur um Leukozyten (Phagozyten). Wird das Sekret nicht durch Säugen entfernt, so muß dies auf andere Weise geschehen. Die flüssigen Bestandteile können resorbiert, die Fettkügelchen aber nur durch Phagozytose entfernt werden.

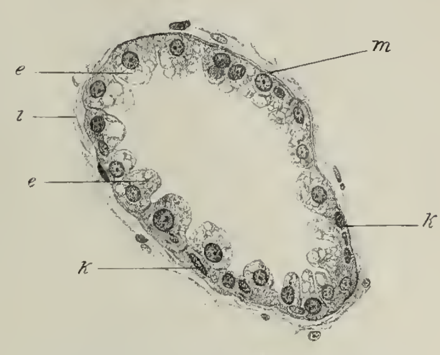


Fig. 558. Eine Alveole der Milchdrüse in Fig. 557 bei 360facher Vergrößerung. *e* sezernierende Epithelzellen; *k* Kerne der Korbzellen; *i* Bindegewebe zwischen den Alveolen; *m* Membrana propria. (v. E.)

Nach dem Aufhören der Laktationsperiode geht die Drüse wieder eine Rückbildung ein.

Die Drüsenzellen zerfallen und werden durch reichlich zugewanderte Leukozyten (Phagozyten) fortgeschafft. Auch eosinophile Zellen finden sich zahlreich im Zwischengewebe, welches zunimmt und, mit Fettzellen durchsetzt, allmählich an Stelle der bis auf die Ausführungsgänge schwindenden Drüsenläppchen tritt.

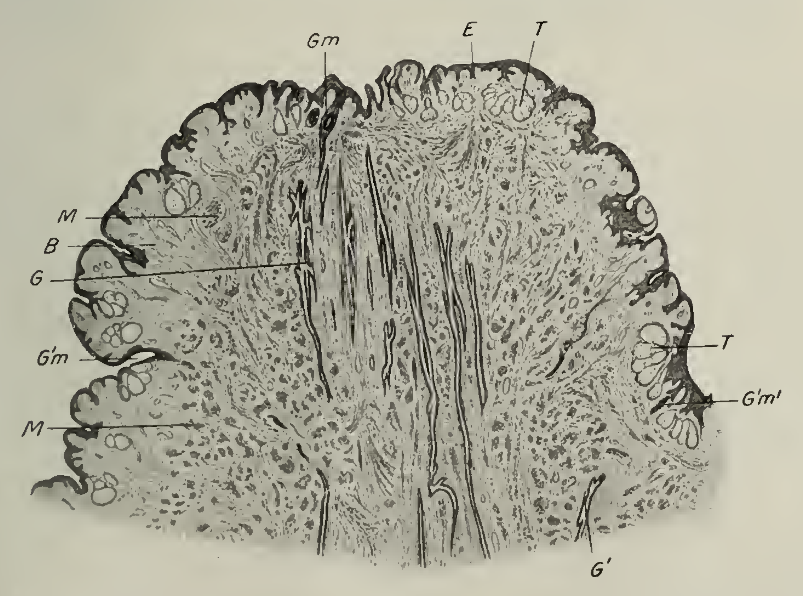


Fig. 559. Weibliche Brustwarze am senkrechten Durchschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *B* bindegewebiges Stroma; *E* Epidermis; *G* längsgetroffene Milchgänge mit angeschnittenen Falten; *G'* ein seitlich ausmündender Milchgang, dessen Mündung bei *G' m'* angeschnitten ist; *G'm* seitlich, *Gm* an der Spitze ausmündende Milchgänge; *M* quergetroffene (zirkuläre) glatte Muskelfaserbündel; *T* Talgdrüsen ohne Haare. V. nicht ganz 6fach.

Die Brustwarze enthält reichlich glatte Muskelfasern (Fig. 559); die Bündel bilden einen nahezu ringförmigen Mantel um alle Gänge, dringen aber auch zwischen die einzelnen Gänge ein, teils als längs-, teils als zirkulär angeordnete Elemente.

Reichliche Ansammlungen leukozytärer Elemente, unter denen auch Plasmazellen nachweisbar sind, begleiten die Gänge.

Das Epithel, welches die hohen Papillen der die Brustwarze bedeckenden Haut überzieht, ist in seiner tiefsten Lage mit Pigmentkörnchen erfüllt; ebenso im Warzenhof.

Dieser, die Areola mammae, läßt bei beiden Geschlechtern, in jedem Alter, kleine, rundliche Höckerchen erkennen, welche von teilweise sehr großen und frei ausmündenden oder an Haarbälge gebundenen Talgdrüsen, auch von oft mächtig entwickelten Schweißdrüsen herrühren (Tubercula Morgagni). Außerdem treten aber bei Schwangeren größere, scharf begrenzte Höckerchen (Tubercula Montgomery) hervor, welche akzessorische Milchdrüsenläppchen[1]) und deren Ausmündungen, aber auch Talg- oder Schweißdrüsen und Haarbälge beigemischt enthalten können.

Die Blutgefäße umgeben mit Kapillarnetzen die Alveolen und Ausführungsgänge. Die Venen sammeln sich zu einem fast geschlossenen Kreis im Warzenhof.

Die Lymphgefäße entspringen als geschlossene Kapillaren im interlobulären Gewebe, während in den Läppchen nur Bindegewebsspalten nachweisbar sind. Die Kapillaren sammeln sich zu Stämmchen, welche die Milchgänge begleiten und unter dem Warzenhof einen Plexus bilden.

Die Nerven umspinnen teils die Gefäße, teils treten sie an die Alveolen als sekretorische heran. Sensible Nerven finden ihre Endigung hauptsächlich in der Mammilla, teils frei im Epithel, teils in besonderen Endkörperchen (Meißnersche Tast- und Lamellenkörperchen), aber auch in Tastkolben zwischen den Milchgängen.

Die Milchdrüse wird embryonal auch beim männlichen Geschlechte angelegt, bleibt aber in der Regel zeitlebens auf einem embryonalen Zustand. Nur vorübergehend, in den ersten Lebensmonaten, treten auch bei Knaben, stark erweiterte Drüsenkanäle auf, die ein vorwiegend zelliges Sekret, die sog. Hexenmilch, absondern, sich aber sehr bald wieder zurückbilden.

Die höheren Sinnesorgane.

Das Sehorgan.

Außer dem Auge mit dem zugehörigen Sehnerven sollen hier noch die Lider und der Tränenapparat besprochen werden.

Das Auge, d. h. der Augapfel besteht aus einem vorgeschobenen Gehirnanteil — der im wesentlichen als Netzhaut oder Retina spezifisch zur Lichtwahrnehmung differenziert ist, teilweise aber die epithelialen Überzüge der Pars ciliaris und iridica retinae bildet —, verbunden mit den brechenden Medien, die teilweise auch ektodermaler Herkunft sind, bindegewebigen, zum Teil außerordentlich gefäßreichen Umhüllungshäuten, die den Hirnhäuten analog sind, und einer Reihe von Binnenmuskeln.

Die Tatsache, daß die Netzhaut nicht ein unabhängig vom Gehirn aus dem oberen Keimblatte entwickeltes Sinnesepithel, wie alle anderen Sinnesorgane, enthält, sondern selbst ein Teil des Gehirnes (Ophthalmenkephalon) ist, findet ihre Erklärung in der Entwicklung des Auges, weshalb diese in kurzen Zügen vorausgeschickt werden soll.

Entwicklung.

Am Boden des primitiven Vorderhirns treten, noch bevor das Medullarrohr geschlossen ist, zwei grubige, ventralwärts vorspringende Vertiefungen, die Augengruben, auf, welche sich bald in zwei seitlich gerichtete, halbkugelige Ausbuchtungen,

1) Man hat diese, aber auch die Talgdrüsen als Montgomerysche Drüsen oder als Glandulae areolares bezeichnet.

die primären Augenblasen, umwandeln. Ihre Höhlungen, die Sehventrikel, stehen anfänglich in weit offener Verbindung mit dem späteren Zwischenhirn. Eine von oben einschneidende Furche grenzt sie von letzterem ab. Diese verengte Stelle wird als Augenblasenstiel bezeichnet, da sie sich zu einer immer enger werdenden, röhrenförmigen Verbindung umwandelt.

Diese primären Augenblasen werden zunächst unmittelbar vom Hornblatte überzogen. Nachdem sich zwischen beide, ganz vorübergehend, eine dünne Mesodermlage eingeschoben hat, verdickt sich das Hornblatt über der Augenblase zur Linsenplatte, um sich dann grubenförmig einzusenken (Fig. 560) und so zunächst ein offenes Grübchen als Anlage der Linse (Linsengrübchen) zu bilden. Ebenso senkt sich scheinbar die äußere und untere Wand der primären Augenblase ein, d. h. ihre Kuppe wird von den Rändern von oben und von den Seiten her überwachsen. Die primäre Augenblase wird dadurch zu einem doppelwandigen Becher, der sekundären Augenblase.

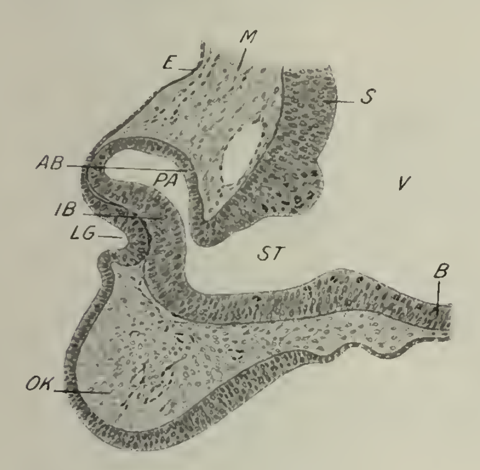


Fig. 560. Anlage der Augenblase und des Linsensäckchens vom 3,5 mm langen Mäusembryo am Frontalschnitt. *AB* äußeres Blatt der sekundären Augenblase (Pigmentschicht); *B* Boden des Vorderhirnbläschens; *E* Epidermisanlage; *IB* inneres Blatt der sekundären Augenblase; *LG* Linsengrübchen; *M* Mesencnym; *OK* Oberkieferfortsatz; *PA* Höhlung der primären Augenblase; *S* Seitenwand des Vorderhirnbläschens; *ST* Augenblasenstiel; *V* Ventrikel. V. 80.

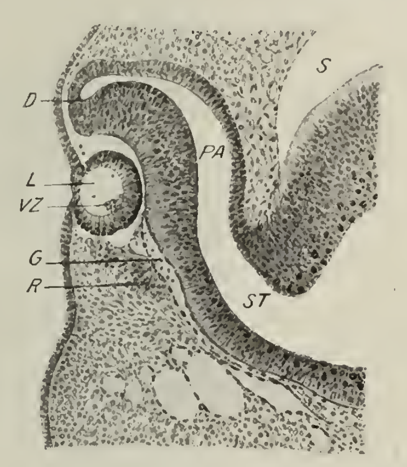


Fig. 561. Anlage des Auges eines menschlichen Embryos von etwa 7 mm Länge. Der Schnitt geht beinahe genau durch den Augenspalt; der untere Rand des Augenbechers ist nur ganz tangential getroffen (bei *R*); Abschnürung des Linsenbläschens *L*; *D* dorsaler Rand des Augenbechers; *G* Glaskörpergefäß durch den Augenspalt eintretend; *S* Spalt durch Schrumpfung des Mesenchyms entstanden; *VZ* vergängliche Zellen des Linsenbläschens. Übrige Erklärung siehe Fig. 560. V. 80. (Embryo Chrobak 1 von Prof. F. Hochstetter; von Elze liegt eine photographische Reproduktion derselben Augenanlage vor [Anat. Hefte, Bd. 35, 1907, Taf. 19/20, Fig. 3].)

Diese stellt aber nicht sofort einen vollkommenen Becher dar, sondern besitzt an der Unterseite eine Einbiegung, die zu einem immer tiefer und enger werdenden Spalt (fetale Augenspalte, Chorioidealspalte) wird, welcher die Wand und den Rand des Bechers unterbricht und sich auch auf die Unterfläche des Augenblasenstieles fortsetzt.

An Schnitten durch diesen Spalt besitzt die sekundäre Augenblase die Form eines tief ausgehöhlten, doppelwandigen Löffels (Fig. 561).

Durch diesen Vorgang[1]) wird der ursprünglich weite Sehventrikel (Fig. 560) auf einen immer enger werdenden Spalt verdrängt, welcher durch den Hohlraum des

1) Man hat von einer Einstülpung der primären Augenblase gesprochen und sie mit der Einsenkung des Linsenbläschens in Zusammenhang gebracht. Doch ist experimentell die Unabhängigkeit beider Vorgänge nachgewiesen worden.

Augenblasenstieles mit dem Hirnventrikel in Verbindung steht. Durch lebhaftes Wachstum in die Fläche, wobei die Mitosen ausschließlich an der dem ursprünglichen Hohlraum zugekehrten Lage zu finden sind, und besonders an den Umschlagsrändern der sekundären Augenblase, wird diese immer tiefer und legt sich endlich das innere, dickere Blatt dicht an das dünnere, aber zunächst auch noch mehrschichtige, äußere an, so daß der Spaltraum des Sehventrikels ganz verschwindet.

Aber auch die Augenspalte verschwindet, indem ihre Ränder, meist von der Mitte beginnend, verwachsen. Erst dadurch wird die sekundäre Augenblase in einen vollständigen Becher mit doppelter Wandung umgewandelt (Fig. 562).

Unterdessen hat sich das Linsengrübchen über dem nach außen gerichteten Umschlagsrand des Augenbechers tiefer eingesenkt, ist zum Linsensäckchen geworden.

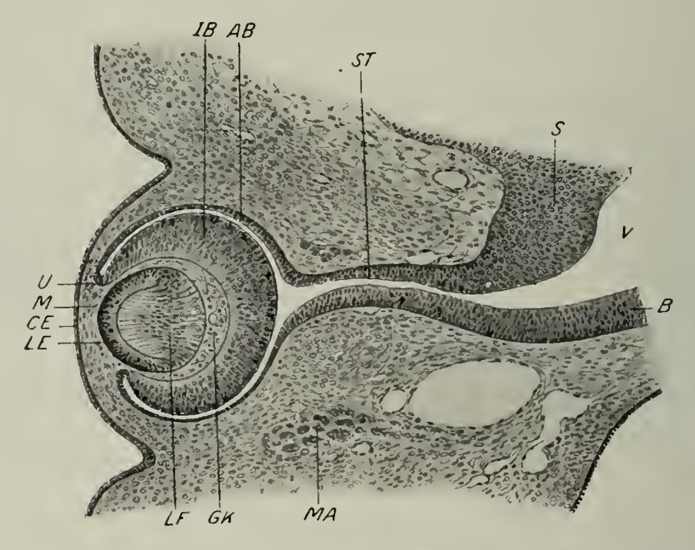


Fig. 562. Anlage des Auges vom 8 mm langen Mäusembryos am Durchschnitt. Flemmings Gemisch. Der Hohlraum der primären Augenblase bis auf einen engen Spaltraum verschwunden. *CE* Epithel der zukünftigen Hornhaut; *GK* Glaskörper; *LE* Linsenepithel; *LF* Linsenfasern mit Kernzone; *MA* Muskelanlage; *U* Rand des Augenbechers. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 560. V. 70.

Dieses schließt sich endlich zum Linsenbläschen (Fig. 561), schnürt sich vom Oberflächenepithel ganz ab und füllt den Hohlraum des Augenbechers bei vielen Säugetieren nahezu ganz aus. Beim Menschen ist die Linsenanlage verhältnismäßig klein, so daß zwischen ihr und dem inneren Blatte des Augenbechers viel Raum bleibt, in welchen, sowohl durch die Augenspalte von hinten her, als auch zwischen Linsen- und Umschlagsrand Mesoderm einwuchert.

Der Hohlraum des Linsenbläschens verschwindet allmählich dadurch, daß die Epithelzellen der Innenwand sich verlängern, zu kernhaltigen Fasern auswachsen, wodurch sich diese Wand wie ein Hügel in die Lichtung erhebt, welche dieser endlich vollkommen erfüllt (Fig. 562). Die äußere Wand des Linsenbläschens wandelt sich in ein einfaches, kubisches Epithel um, welches an der Außenfläche den Linsenhügel, der den Linsenkörper bildet, überzieht. Am äquatorialen Rande gehen die Elemente dieses Epithels allmählich in die faserförmig verlängerten des Linsenkörpers über (Fig. 563), deren Kerne in einem nach außen konvexen Bogen (Kernbogen) angeordnet sind.

Am Rande wandeln sich immer wieder Zellen in Fasern um; es findet also hier

eine Art appositionellen Wachstums statt, wodurch auch die anfänglich kugelige Linse ihre abgeplattete Form erhält.

An ihrer Oberfläche sondert die Linse eine kutikulare Umhüllung in Form einer Kapsel ab.

Die sekundäre Augenblase bildet im wesentlichen die Anlage der Netzhaut, der Augenblasenstiel die des Sehnerven. Das äußere Blatt des Augenbechers, in dem sehr frühzeitig Pigmentkörnchen auftreten, wird zum einschichtigen Pigmentepithel, während das innere, sich stark verdickend, die epithelialen und nervösen Teile liefert.

Schon frühzeitig sieht man in diesem inneren Blatte sich eine äußere, aus dicht gedrängten Kernen bestehende, und eine innere, kernlose, spongiöse Zone, die dem Randschleier des sich entwickelnden Rückenmarkes entspricht, sondern. Von der Kernzone differenziert sich wieder eine innere Zellage zu Neuroblasten, welche zentripetale Neurite aussenden, die alle auf dem Wege der hohlen Optikusanlage zum Gehirn ziehen.

Nach außen von dieser Ganglienzellenschichte differenziert sich eine Zone von bipolaren Nervenzellen, während die äußerste, dem ehemaligen Sehventrikel zugewendete Zellage zu eigentümlich umgewandelten Ependymzellen, dem Sehepithel, wird. Ein Teil der zelligen Anlage wandelt sich endlich in eigentümliche Stützzellen um. Der hohle N. opticus (vgl. Fig. 354 und S. 275) wird dadurch zum soliden, daß in seiner unteren Wandung, von der Ganglienzellenschichte der Retina her, immer mehr Neurite einwachsen, die zwischen den zu Ependymzellen umgewandelten Epithelzellen, welche radiär um seine Höhlung angeordnet sind, zum Gehirn ziehen. So entsteht am unteren Umfange des Rohres ebenfalls ein Randschleier, wie am Rückenmark.

Durch fortdauernde Zunahme dieser Nervenfasern, zu denen sich auch zentrifugale, aus dem Gehirn in die Retina einwachsende gesellen, welche zunächst wie eine Belagmasse an der unteren Fläche des hohlen Optikus erscheinen, verschwindet endlich die Höhlung, indem die Ependymzellen, sowie die indifferente Begrenzung am dorsalen Umfange, sich in Gliazellen umwandeln.

Die Rinne, welche sich in Fortsetzung der Augenspalte auf den distalen Teil des N. opticus verfolgen ließ, schließt sich durch Verwachsung ihrer Ränder (Fig. 564), wodurch die Blutgefäße, welche durch diese Rinne in den Glaskörper und zur Linse gelangen, in das Innere des Nerven eingeschlossen werden.

Man hielt früher das embryonale, mesenchymatische Gallertgewebe, welches mit den Gefäßen auf diesem Wege in das Innere des Augenbechers gelangt, für die Anlage des Glaskörpers. Es hat aber mit diesem nichts zu tun. Der Glaskörper wird vielmehr zuerst als kutikulare Ausscheidung von der ganzen Innenfläche des Augenbechers, zum Teil auch von der Linsenanlage, in Form eines feinfädigen Filzes, welcher den Raum zwischen Linse und innerer Becherwand ausfüllt, abgesondert, ist also ektodermaler Herkunft.

Später wird der Rand des Augenbechers, welcher zur Pars ciliaris und iridica retinae auswächst (Fig. 563), zur Hauptbildungsstätte des faserigen Glaskörpergewebes. In seine Maschen wird, wahrscheinlich unter Vermittlung der sich in ihm verzweigenden Arteria hyaloidea, die Glaskörperflüssigkeit ausgeschieden. Das mesenchymatische Gallertgewebe, welches mit der Arterie eingedrungen war, wird entweder zum Aufbau der Gefäßwände verbraucht oder verschwindet endlich durch Zerfall.

Die Blutgefäße sind beim Embryo zunächst nur für den Glaskörper und für die Linse bestimmt. Die A. hyaloidea verzweigt sich im Glaskörper und geht an der Hinterfläche der Linse in ein diese auch an der vorderen Fläche als Membr. capsulopupillaris umgebendes Gefäßnetz über. Dieses Gefäßsystem geht dann beim Menschen und bei den Säugetieren zugrunde, und erst sekundär erlangen die Glaskörpergefäße

die Bestimmung, die Netzhaut zu versorgen, indem sie, ganz wie bei Hirn- und Rückenmarksanlage, durch die innere, dem Randschleier entsprechende Schichte einwachsen. Die A. hyaloidea wird zur A. centralis retinae. Als Rest der A. hyaloidea erscheint im fertigen Glaskörper dann oft ein von dünner Wandung begrenzter Kanal ausgespart, der Canalis hyaloideus s. Cloqueti, welcher vom Sehnerveneintritt an die Hinterfläche der Linse zieht.

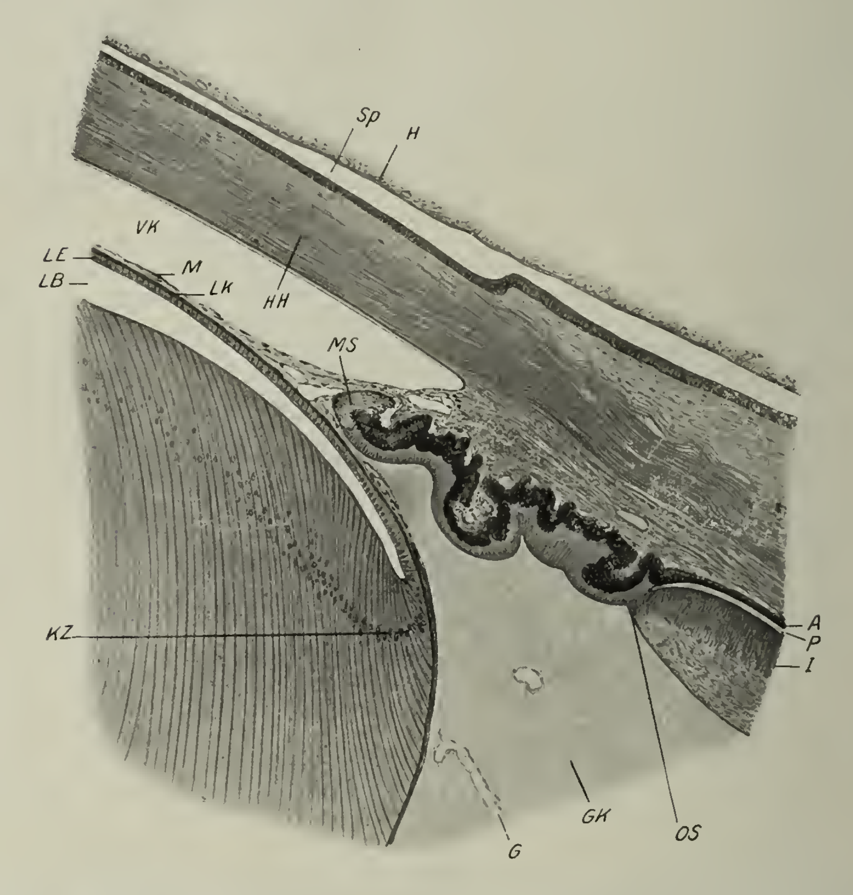


Fig. 563. Auswachsen des freien Randes des Augenbechers zur Pars ciliaris und iridica retinae. Embryo vom Ende des 4. Monats; fixiert mittels Durchspülung mit Kal. bichr. — Formol-Sublimat. Gefärbt nach Held (Molybdän-Häm.). *A* äußeres Blatt der sekundären Augenblase; *G* Gefäß; *GK* Glaskörpergewebe; *H* Lidhaut; *HH* Hornhaut; *I* inneres Blatt der sekundären Augenblase; *KZ* Kernzone der Linse; *LB* Rest des Hohlraumes des Linsenbläschens; *LE* vorderes Linsenepithel; *LK* Linsenkapsel; *M* Membr. capsulo-pupillaris; *MS* Anlage des Musc. sphincter pupillae; *OS* ora serrata; *P* Hohlraum der primären Augenblase; *Sp* Raum zwischen Lid und Hornhaut; *VK* vordere Augenkammer. V. 70. (Präp. von Prof. W. Kolmer.)

Sehnerv und Netzhaut.

Der Nervus opticus ist also ein Gehirnteil, welcher das Zwischenhirn mit der Retina verbindet und wird von den Fortsetzungen der Hirnhäute überzogen.

Man kann an ihm demnach (Fig. 564) eine Pia-, Arachnoideal- und eine Durascheide unterscheiden und dazwischen einen Subdural- und einen Hyparachnoidealspalt. Die Scheiden mit den Spalträumen reichen bis zur Eintrittstelle des Sehnerven. Hier verschmelzen die Scheiden mit der derben Faserhaut, Sclerotica, des Auges.

Der Sehnerv selbst besteht, seiner Natur als Gehirnbestandteil entsprechend, aus markhaltigen Fasern ohne Schwannsche Scheide mit Neuroglia zwischen den einzelnen Fasern. Sekundär ist ja aber auch echtes Bindegewebe in den Sehnerven gelangt, indem im extrakranialen Teile Gefäße, die Art. und V. centralis retinae, in ihn eindringen und mit ihnen kollagenes Bindegewebe. Dieses entwickelt sich zu einem Fachwerk, welches den Sehnerv in eine große Anzahl von gröberen, nicht vollkommen getrennten Bündeln (etwa 800—1000) teilt, während innerhalb der Bündel sich nur Glia findet.

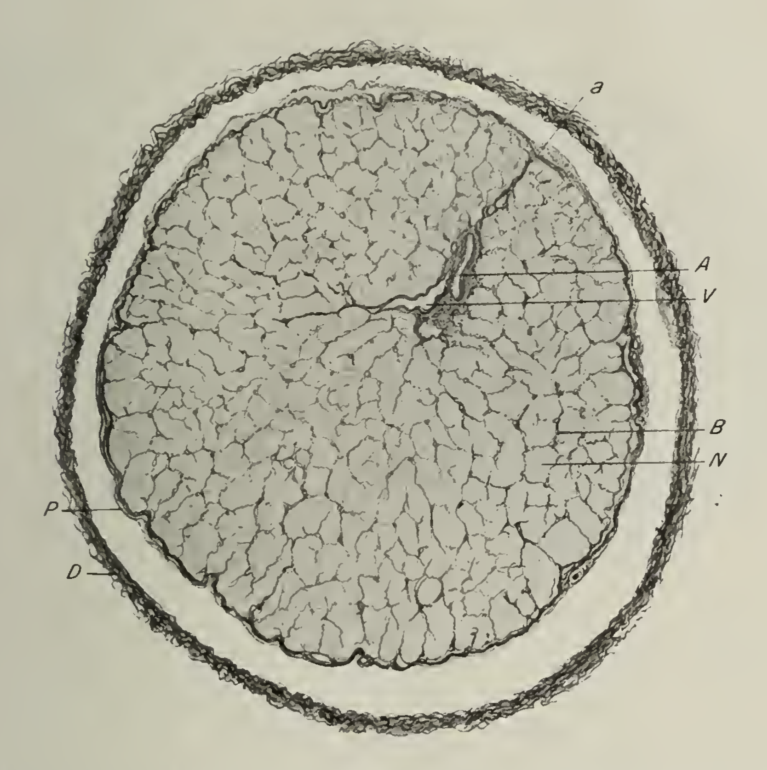


Fig. 564. Nervus opticus des Menschen einige Millimeter vom Bulbus entfernt am Querschnitt. Bindegewebsfärbung. *a* Verschlußstelle der Rinne, durch welche die Gefäße eingetreten sind; *A* Art. centralis retinae; *B* Bindegewebssepten; *D* Durascheide; *N* markhaltige Nervenbündel; *P* Pia(zum Teil auch Arachnoideal)scheide; *V* Vena centralis retinae. V. 30.

Da diese Bündel aber vielfach netzartig zusammenhängen, erscheint das bindegewebige Fachwerk da und dort durchbrochen, um sich in gliöse Scheidewände fortzusetzen.

Unter der Pia findet sich eine, die Oberfläche des ganzen Nerven überziehende Gliahülle, wie im Zentralnervensystem.

An der Eintrittstelle, d. h. vor dem Durchtritte durch die innere Partie der Sklera und Chorioidea, verdünnt sich der Nerv plötzlich, hauptsächlich durch das Markloswerden seiner Fasern.

An dieser Stelle (Fig. 565) wird der Nerv in seinen Bündeln durch leimgebende Bindegewebszüge der Sklera, denen besonders im Alter reichlich quergespannte, elastische Fasern beigemischt sind, straffer festgehalten. Diese Bündel bilden ein Netzwerk, durch dessen Lücken die Nervenfaserbündel, voneinander vollkommen getrennt, durchziehen; dadurch entsteht eine siebartige Anordnung des Skleralgewebes, welche man als Lamina

cribrosa bezeichnet. Sie erscheint an Längsschnitten (Fig. 566) meist leicht konkav gegen die Eintrittstelle des Sehnerven. Nach innen von dieser bindegewebigen Lamina cribrosa findet sich eine an Querschnitten (Fig. 565) ganz ähnliche Anordnung, die aber nur aus sehr zellreichen Gliabalken besteht[1]).

Nach dem Durchtritte breitet sich nun der Sehnerv an der inneren Fläche der Retina aus. Die Eintrittstelle erscheint als rundlicher, weißer Fleck (Mariottescher oder blinder Fleck), dessen Ränder sich vorwölben und so die Papilla nervi optici bilden, während innerhalb dieser, etwas nach außen verschoben, also exzentrisch, eine Vertiefung sich findet, die physiologische Exkavation (Fig. 566, *e*).

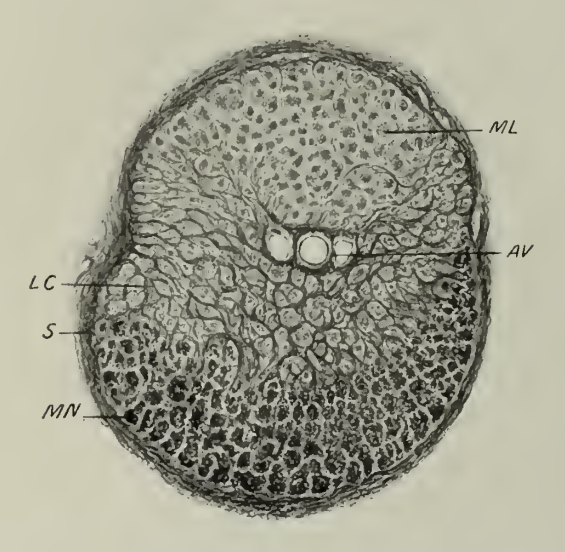


Fig. 565. Querschnitt durch den Nervus opticus im Bereich der Lamina cribrosa. Markscheiden- und Bindegewebsfärbung. *A* und *V* Zentralgefäße; *MN* markhaltige, *ML* marklose Fasern; *LC* Lamina cribrosa; *S* verschmolzene Bindegewebsscheiden. V. 30.

Die Fasern strahlen nach allen Radien hin aus. Der Durchmesser der Papille beträgt im Mittel 1,7 mm, doch kommen starke, individuelle Schwankungen vor (zwischen 1,1 bis 1,9 mm nach Elschnig).

Mit den Sehnervenfasern gelangen auch die Blutgefäße und das sie begleitende Gliagewebe an die Innenfläche der Netzhaut; letzteres bedeckt hier als zentraler Bindegewebsmeniscus den Grund der Exkavation, während die Blutgefäße hier ihre Verästelungen ausbreiten. Sie versorgen beim Menschen und bei Säugetieren die inneren Schichten der Netzhaut bis an die Sehepithelschicht reichlich mit Kapillaren; bei den anderen Wirbeltieren ist die Netzhaut gefäßlos, anangisch. Dies ist auch bei der ersten Entwicklung (siehe diese) der Säugetiernetzhaut der Fall.

Dafür findet sich bei niederen Wirbeltieren an der Innenfläche der Retina in der Membrana hyaloidea ein Kapillarnetz (vgl. darüber S. 280) ausgebreitet, ein Verhalten, welches ebenfalls an die primitiven, embryonalen Zustände beim Säugetier erinnert.

Das Loch, durch welches der Sehnerv eintritt, entspricht dem letzten, proximalen Rest der Augenspalte; daher besitzt die Retina in der Umgebung des Sehnerveneintrittes an der lateralen und unteren Seite einen Umschlagsrand, von dem jedoch im ausgebildeten Zustande nur eine, nicht immer deutliche Verschiedenheit in der Art, wie die Retina aufhört, bleibt. Am lateralen Rande hört sie meist abgerundet auf, und der Übergang der Schichten wird durch ein gliöses Gewebe (intermediäres Gewebe) vermittelt, während am medialen Rande das Ende ein zugeschärftes ist und die Schichten allmählich von innen nach außen abfallen.

Die Schichte der nach allen Seiten ausstrahlenden Optikusfasern ist in der Umgebung der Papille am dicksten, aber in den lateralen Quadranten niedriger und dünner als in den anderen und nimmt gegen den vorderen Rand der Netzhaut, welcher mehr oder weniger deutlich gezackt ist, daher Ora serrata heißt, immer mehr an Dicke ab.

1) Dadurch, daß der Sehnerv in schräger Richtung an den hinteren Pol des Bulbus herantritt, und infolge der Krümmung der Lamina cribrosa wird am Querschnitt durch den N. opt. in dieser Gegend (Fig. 565) die Lam. cribr. nur im mittleren Teile (tangential) getroffen, während außen das Glianetz, innen der noch markhaltige Nerv vor seinem Durchtritt durchschnitten erscheint.

Diese Dickenabnahme findet aber nicht nach allen Richtungen hin ganz gleichmäßig statt. Es gibt eine Stelle, wo sie rasch erfolgt; das ist in der Fovea centralis (Fig. 566) der Fall, jener in der optischen Achse des Augapfels gelegenen Stelle der Netzhaut, welche beim direkten Sehen die schärfste Lichtempfindung ver-

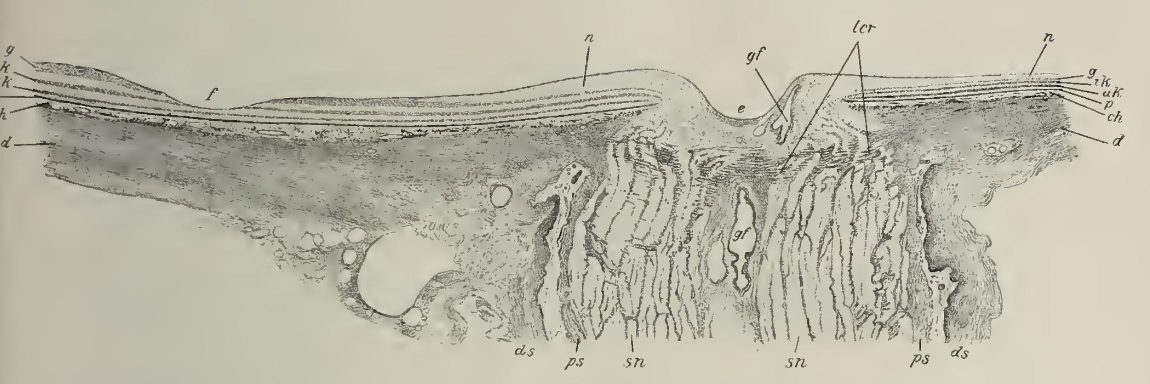


Fig. 566. Eintrittsstelle des Sehnerven und Fovea centralis retinae eines enukleierten Auges am senkrechten Durchschnitt. Kultschitzkys Flüssigkeit. *äk* äußere Körnerschicht; *ch* Chorioidea; *d* Sklera; *ds* Durascheide des Sehnerven; *e* physologische Exkavation; *f* Fovea centralis retinae; *g* Ganglienzellenschicht; *gf* Blutgefäße; *ik* innere Körnerschicht; *lcr* Lamina cribrosa; *n* Nervenfaserschicht; *p* Pigmentschicht der Retina; *ps* Piascheide des Sehnerven; *sn* Sehnervenbündel. V. 17. (v. E.)

mittelt, auf die wir daher immer einstellen, wenn wir einen Gegenstand scharf fixieren wollen. Sie liegt lateral, 4 mm von der Eintrittstelle des Sehnerven und stellt eine flachgrubenförmige Verdünnung der Netzhaut dar, welche ungefähr denselben Durchmesser besitzt, wie die Papilla nervi optici. Die abfallenden Ränder der Netzhaut,



Fig. 567. Senkrechter Durchschnitt der Retina aus der Umgebung der Macula lutea. Kultschitzkys Flüssigkeit. H. E. *ch* Choriocapillaris; *gl* Glashaut der Chorioidea; *p* Pigmentzellen; *sz* Stäbchen und Zapfen; *le* Limitans ext.; *äk* äußere Körnerschicht; *f* äußere (Henlesche) Faserschicht; *a* äußere plexiforme Schicht; *ik* innere Körnerschicht; *i* innere plexiforme Schicht; *g* Ganglienzellenschicht; *n* Nervenfaserschichte; *s* Müllersche Stützfasern; *sp* Kerne der Amakrinen; *bp* Bipolaren; *c* Blutkapillare; *in* Innenglieder und Ellipsoide der Zapfen. V. 325. (v. E.)

welche sie begrenzen, sind durch gelbe Färbung ausgezeichnet, die besonders an der Leiche deutlich hervortritt. Daher heißt die Stelle gelber Fleck, Macula lutea. Auch die Elemente der Fovea enthalten diesen gelben Farbstoff.

Außerhalb der Papilla und Fovea läßt die Netzhaut bis gegen die Ora serrata eine Schichtung in scharf abgegrenzten Lagen erkennen. Im wesentlichen unterscheidet man entwicklungsgeschichtlich zwei Lagen: die aus dem äußeren Blatte der sekundären Augenblase hervorgehende Pigmentschicht und die Schichten, welche aus dem inneren Blatte entstehen. Diese zerfallen wieder in zwei wesentlich verschiedene Teile: einen äußeren, der aus den eigenartig differenzierten Epithelzellen (Neuroepithel, Sehzellen- oder musivische Schicht) besteht, welche den Ependymzellen des Zentralnervensystems homolog sind, und einen inneren Teil, welcher eigentümliche Ganglienzellen, Stützzellen gliöser Natur, massenhaft Nervenfasern und bei Säugetieren die Gefäße enthält. Dieser innere Teil entspricht der grauen Substanz des Gehirnes, wird daher als Gehirnschicht bezeichnet.

Diese Einteilung hat sich erst aus der Entwicklungsgeschichte ergeben; früher hat man rein deskriptiv an der Netzhaut (von außen nach innen) folgende Schichten unterschieden (Fig. 567), deren Beziehung zur genetischen Einteilung durch die Klammern angedeutet ist:

äußeres Blatt		Pigmentschichte
inneres Blatt der sekundären Augenblase	Sehepithel	Stäbchen-Zapfenschichte
		Membrana limitans externa
		äußere Körnerschichte
	Gehirnschicht	äußere plexiforme (molekulare) Schichte
		innere Körnerschichte (Zwischenkörnerschichte)
		innere plexiforme (molekulare) Schichte
		Ganglienzellenschichte (innere Körnerschichte) [1]
		Nervenfaserschichte
		Membrana limitans interna (besser Margo limitans internus).

Die Pigmentschichte zeigt eigentümliche Beziehungen zur nach innen folgenden Stäbchen-Zapfenschichte einerseits, zur außen anliegenden Gefäßschichte andererseits. Sie haftet viel fester an der letzteren, als am Sehepithel, von dem sie sich leicht ablöst. Sie wird daher vielfach, besonders von den Praktikern, der Chorioidea zugerechnet, während als Retina im engeren Sinne nur der aus dem inneren Blatte des Augenbechers hervorgegangene Teil bezeichnet wird.

Die Pigmentschichte besteht aus einer einfachen Lage niedrig-prismatischer Epithelzellen, welche von der Fläche gesehen (Fig. 70) ein zierliches Mosaik von vorwiegend sechsseitigen Formen zeigt, deren durchschnittlicher Durchmesser 16 μ beträgt, während der ovale Kern, welcher im ungefärbten Objekt wie eine farblose Lücke erscheint, 7 μ mißt. Doch fallen stets auch fünf- und, besonders große, siebeneckige Zellen auf, welche dann zwei Kerne einschließen.

Die Grenzen der Zellen treten scharf durch stark lichtbrechende, pigmentfreie Kittleisten hervor, während das Innere der Zellen von eigentümlichen, braunen Pigmentkörnern und -stäbchen erfüllt wird.

Im Profil erscheinen die Zellen rechteckig und tragen an der Innenseite zahlreiche, feine protoplasmatische Fortsätze, mittels welcher sie die Außenglieder und Körper der folgenden Stäbchen-Zapfenschichte einhüllen. Der äußere Teil der Zellen enthält mehr rundliche, der innere und die Fortsätze mehr stäbchen- bis nadelartige Pigmentkörper, welche chemisch vom Melanin verschieden sind und daher als Fuscin (W. Kühne) bezeichnet wurden. Dieses Pigment zeigt, wie zuerst am Frosch

1) Die eingeklammerten Bezeichnungen sind ältere.

festgestellt wurde, eine ausgesprochene Phototropie, indem es im belichteten Auge nach innen wandert und die Fortsätze bis an die Membrana limitans externa erfüllt, im Dunkelauge sich auf deu äußeren, kernhaltigen Teil zurückzieht (Fig. 568, *PL* und *PD*).

In der Foveagegend uehmen die Pigmentzelleu an Höhe zu und werdeu dabei schmäler, während in der Nähe der Ora besouders große, auch unregelmäßige und mehrkernige Zellen auftreten.

In der Schichte der Sehzellen uuterscheidet man Stäbchen und Zapfen. Im peripheren Teile der Netzhaut überwiegen die ersteren.

Jedes Stäbchen stellt in seinem äußeren Teil ein drehrundes, zylindrisches Gebilde vou über 1,5 μ Dicke dar, daß ein Außen- und ein Innenglied unterscheiden läßt.

Das Außenglied ist stark glänzend und doppelbrechend; es besteht aus einer, offenbar sehr lezithinhaltigen Substanz, die sich mit Osmiumsäure schwärzt, ähnlich wie Nervenmark. Man uuterscheidet an ihm eine fein-längsstreifige Hülle und einen, aus queren Plättchen aufgebauten uud leicht in solche zerfallenden Inhalt (vgl. Fig. 568).

Dieses Außenglied euthält den Sehpurpur (Rhodopsin), einen sehr empfindlichen Farbstoff, der im Lichte sofort verschwindet, im Dunkeln nur dann wieder auftritt, wenn die Verbiudung mit dem Pigmentepithel nicht gestört ist.

Das Innenglied ist mehr protoplasmatischer Natur, oxyphil, im frischen Zustande schwächer lichtbrechend. Es enthält in seinem äußeren Teile die Differenzierung eines dichteren Körpers, des Stäbchenellipsoids, welches längs verlaufende Fäden, den sog. Fadenapparat, und außerdem ein Diplosom enthält; dieses hängt mit einem, die Hülle des Außengliedes durchziehenden Außenfaden und mit einem bis an die Limitans ext. reichenden Innenfaden zusammen.

Der iunere Teil des Innengliedes wird von feinen Längsfasern, Ausläufern der Müllerschen Stützfasern, dem sog. Faserkorb, umfaßt.

Nach innen von der Limitans ext. geht das Innenglied in eine dünne, oft variköse Faser (Stäbchenfaser) über, welche in größerer oder geringerer Entfernung vou der Grenzmembran zu einem kernhaltigen Anteil anschwillt, der als Stäbchenkorn bezeichnet wird, dann wieder in eine Faser übergeht, die an der äußeren, plexiformen Schichte mit einem knöpfchenförmigen Ende aufhört.

Der Kern der Stäbchenfaser ist klein, fast rund, stark färbbar und erinnert so sehr an die Körner in der Kleinhirnrinde (daher Stäbchenkorn). Er zeigt eine eigentümliche Chromatinanordnung in Form von querstehenden Plättchen, so daß er an der ganz frisch fixierten Netzhaut quergestreift erscheint. Dadurch, daß die Kerne in den Stäbchenfasern in verschiedenen Höhen angeordnet sind, täuschen sie eine Schichtuug in diesem inneren Abschnitt der Sehzellenschichte vor.

Die Zapfen (Fig. 568) sind kürzer, massiger als die Stäbchen, bestehen aber ebenfalls aus Innen- und Außenglied. Das Außenglied ist ähnlich beschaffen, wie das der Stäbchen, endigt aber zugespitzt und nicht immer in derselben Höhe, da die Zapfen kontraktil sind (Gendereu van Stort, Engelmann); es enthält keinen Sehpurpur.

Das Innenglied ist voluminöser und verleiht mit dem bauchig vorgewölbteu Ellipsoid dem ganzen Gebilde ein flaschen- oder zapfenähnliches Aussehen. Das Ellipsoid besitzt einen besonders deutlich entwickelten Fadenapparat.

Der innere Teil des Innengliedes ist kontraktil, wird daher als Myoid bezeichnet.

Die Innenglieder enthalten bei den meisten Wirbeltieren farblose oder farbige Kugeln, deren Grundlage eine ölartige Substanz ist. Die lebhaften Farben lassen sich auf drei lichtbeständige Chromophane zurückführen (Chloro-, Xantho- und Rhodophan).

Bei allen Amammalia sind Doppelzapfen ein charakteristisches Vorkommen; mit den Basen der Innenglieder verwachsene Zapfen, deren einer stets kleiner ist (Haupt- und Nebenzapfen).

Die Zapfenfaser ist viel breiter und eudet an der äußeren, plexiformen Schichte mit einer Verästelung, die im ganzeu eine kegelförmige Verbreiterung bedingt. Der

Kern der Zapfenfaser liegt dicht am Innenglied, in der Regel knapp nach innen von der Membrana lim. ext., manchmal (Fig. 568) aber nach außen von ihr. Er ist groß, deutlich oval, schwächer färbbar als der Stäbchenkern und läßt am fixierten Objekt deutlich ein Kernkörperchen erkennen.

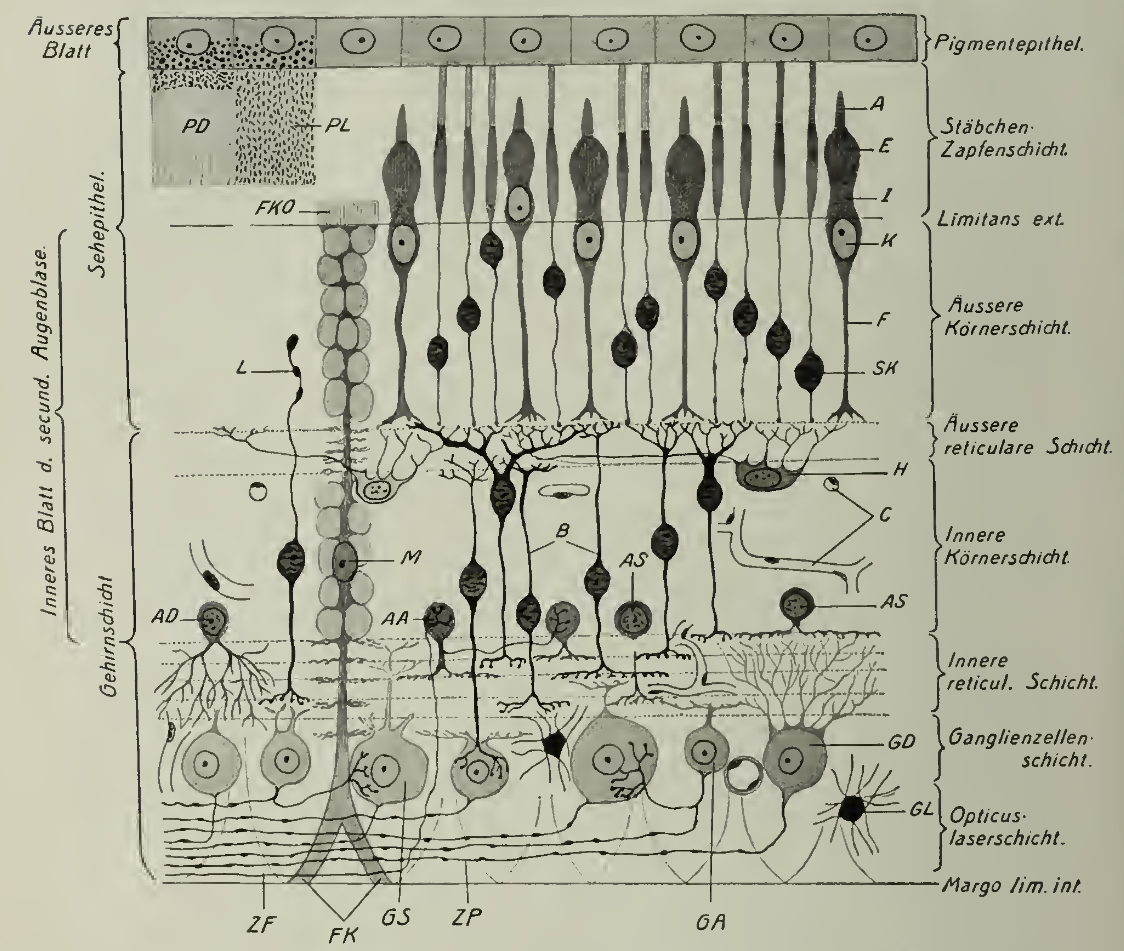


Fig. 568. Schema der menschlichen Netzhaut nach Ergebnissen der Golgischen Silberimprägnation zusammengestellt.

A Außenglied.
AA Assoziationsamakrine.
AD diffuse Amakrine.
AS schichtbildende Amakrine.
B Bipolaren.
C Kapillaren.
E Ellipsoid.
F Zapfenfaser.
FK Faserkegel.
FKO Faserkorb.
GA Ganglienzelle mit Assoziationskollaterale.
GD diffuse Ganglienzelle.
GL Gliazelle.
GS schichtbildende Ganglienzelle.
H Horizontalzelle.
I Innenglied (Myoid).
K Zapfenkorn.
L Landoltsche Keule.
M Kern einer Müllerschen Stützfaser
PD Pigmentzelle in Dunkelstellung.
PL Pigmentzelle in Lichtstellung.
SK Stäbchenkorn.
ZF zentrifugale Faser.
ZP zentripetale Faser.

In der Mitte der Fovea finden sich nur Zapfen, die aber durch ihre Dünnheit (2,5 μ) und Länge — sie erreichen bis zu 85 μ — mehr an Stäbchen erinnern, jedoch keinen Sehpurpur enthalten. Von der Fovea nach außen nehmen die Zapfen an Dicke (an der Peripherie bis auf 7,5 μ) zu, an Länge ab — bis auf 22 μ dicht an der Ora

serrata — und es mischen sich ihnen allmählich Stäbchen bei. Anfänglich treten sie einzeln zwischen den Zapfen auf, so daß sie an Flachschnitten einfache Kreise um jene bilden, weiterhin werden diese Kreise 3—4fach. In der Ora serrata nimmt die Zahl der Stäbchen wieder ab, die der Zapfen relativ zu.

Mit den inneren Enden der Sehzellen stehen nervöse Elemente der inneren Körnerschicht in Berührung, die sog. Bipolaren, welche an gewöhnlich gefärbten Präparaten an die Körnerschichte des Kleinhirns erinnern. Ihr Körper umschließt einen kleinen, kugeligen, stark färbbaren Kern, dessen Chromatin manchmal auch eine Anordnung in Querbändern erkennen läßt.

Von diesem kernhaltigen Körper geht in radiärer, aber entgegengesetzter Richtung, je ein Fortsatz ab; der äußere steht durch eine dendritische Endverzweigung mit den Enden der Sehzellenfasern in Berührung, und zwar kann man Bipolaren mit starker und solche mit spärlicher Verzweigung unterscheiden.

Manche senden ihren peripheren Fortsatz auch tief (bis gegen die Membrana lim. ext.) in die Sehepithelschicht, wo ihre varikösen Anschwellungen als Landoltsche Keulen bekannt geworden sind.

Der innere Fortsatz endigt, dendritisch verzweigt, in der inneren plexiformen Schicht, und zwar in verschiedenen, übereinander gelegenen Ebenen. Die längsten Fortsätze reichen bis an die Körper der innen gelegenen Ganglienzellen, an die sich ihre Dendrite anlegen; die kürzeren stehen mit den nach außen abgehenden, ebenfalls verschieden langen Dendriten der Ganglienzellen in Berührung.

Man hat Stäbchen- und Zapfenbipolaren unterscheiden wollen (Ramon y Cajal), doch läßt sich ein solcher Unterschied nicht strenge durchführen.

Die innere Körnerschicht enthält außerdem noch zahlreiche Ganglienzellen, welche als Spongioblasten bezeichnet worden sind und die innerste Zone der inneren Körnerschichte einnehmen. Sie besitzen keine eigentlichen, längeren Neuritfortsätze, werden daher jetzt als Amakrinen[1]) bezeichnet und sind schon an gewöhnlichen Präparaten durch ihre stark färbbaren, fast homogenen Kerne erkennbar.

Ihr protoplasmatischer Körper geht nach innen in ein baumartiges Geäst über (diffuser Spongioblast), oder er sendet einen kurzen Fortsatz nach innen, der sich in der inneren, plexiformen Schichte, wieder in verschiedenen Höhen, in ein horizontal ausgebreitetes, dendritisches Geäst auflöst; man bezeichnet solche Zellen als schichtbildende Amakrinen. Oder aber einzelne dieser Zellen senden einen horizontalen Ast aus, dessen Telodendrien am Körper einer benachbarten Amakrine endigt (Assoziations-Amakrinen).

An der äußeren Oberfläche der inneren Körnerschichte finden sich noch Zellen mit horizontal verlaufenden Neuriten (Horizontalzellen), deren Dendrite mit den Sehzellen in Berührung stehen, während die Neurite sich in Telodendrien auflösen, welche mit weiter entfernten Sehzellen in Kontakt treten. In ihrem Körper wurden Kristalloide beobachtet (Kolmer).

Schließlich enthält die innere Körnerschicht noch die Kerne der eigentümlichen radiären Müllerschen Stützfasern. Diese bilden der Hauptsache nach das Stützgerüst für die nervösen Elemente und durchsetzen die Netzhaut zwischen den beiden Membranae limitantes der ganzen Dicke nach, ja diese Grenzmembranen werden geradezu von den Müllerschen Stützfasern gebildet.

Sie besitzen einen faserförmigen Körper, welcher im Bereiche der plexiformen und der Optikusfaserschichte seitlich dornen- oder fadenartige Fortsätze trägt, die als gliöse Umhüllung der nervösen Elemente dienen, während sie im Bereiche der Körnerschichten blasenförmige Nischen zur Aufnahme der verschiedenen Zellkörper, besonders der Stäbchenkörner, bilden.

1) α privativum, μακρός lang und ἶνος Faser.

Die inneren Enden der Stützfasern sind kegelförmig verbreitert oder gabelig geteilt und mit einer Art Fußplatte versehen. Durch den Zusammenschluß dieser Fußplatten wird nun die Membrana limitans interna gebildet. An versilberten Präparaten grenzen sich diese Fußplatten nach Art einer Epithelzeichnung ab, doch handelt es sich nicht um eine isolierbare Membran; daher spricht man besser von einem Margo limitans internus. Er reißt allerdings leicht ab, so daß er dann als Membran, die Oberfläche der Retina aber rauh erscheint.

Manche Autoren lassen diese inneren Enden der Stützfasern sich mit einer wirklichen, isolierbaren Membr. lim. int. verbinden und fassen als solche die Grenzhaut des Glaskörpers, die Membrana hyaloidea, auf, welche aber streng genommen nicht mehr zur Netzhaut gehört. In frühen Entwicklungsstadien hängt sie allerdings so innig mit ihr zusammen, daß der Glaskörper sozusagen selbst einen Teil der Retina darstellt.

Die äußeren Enden der Stützfasern schließen sich zur Membrana limitans externa zusammen. Diese erscheint aber siebartig durchlöchert zum Durchtritt der Stäbchen-Zapfenfasern. Über sie nach außen setzen sich die Stützfasern aber noch in Form paralleler, feinster Härchenbesätze fort, welche die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen als Faserkörbe umfassen.

Die Ganglienzellenschichte besteht im peripheren Teile der Netzhaut aus einer einfachen Lage größerer und kleinerer Zellen, welche ihren zentripetalen Neuritfortsatz nach innen in die Schicht der Optikusfasern abgeben.

Sie gelangen weiter durch den Sehnerv, den sie zum Teil zusammensetzen, in das Corpus geniculatum externum und in den Thalamus opticus, wo sie mit Telodendrien endigen. Sie geben teilweise rückläufige Kollateralen ab, von denen einige an benachbarten Ganglienzellen, andere in der inneren plexiformen Schicht endigen.

Am entgegengesetzten äußeren Pol der Ganglienzellen entspringen Dendrite, die sich entweder dicht am Körper in ein Endgeäst auflösen (diffuse Ganglienzellen) oder sich in verschiedenen Tiefen horizontal ausbreiten (schichtbildende Ganglienzellen).

Die schmale äußere und die breitere innere plexiforme Schichte werden demnach ausschließlich von den Dendriten und Telodendrien der drei übereinander geschichteten Zellagen (Sehzellen und innere Körnerschicht einerseits, der letzteren und der Ganglienzellschicht andererseits) und den gliösen Fortsätzen der Müllerschen Stützfasern gebildet. Dazu kommen in der inneren plexiformen Schichte, welche selbst wieder eine, besonders bei den Vögeln, deutlich konzentrische Schichtung erkennen läßt, noch Kapillaren.

Die Optikusfaserschichte besteht außer den besprochenen, zentripetalen Neuriten der Ganglienzellen auch aus zentrifugalen, vom Gehirn kommenden Fasern, welche mit ihren Telodendrien bis an die Amakrinen der inneren Körnerschicht heranreichen und diese umspinnen. Da diese mit den Ganglienzellen in Berührung stehen, wird auf diese Weise der sog. innere Reflexring der Netzhaut gebildet.

An Meridionalschnitten erscheinen die Optikusfasern längs, an Äquatorialschnitten quer getroffen. An letzteren erkennt man dann eine Bündelanordnung der Optikusfasern, und es treten zwischen den Bündeln deutlich die Kegel der Müllerschen Fasern hervor.

Wie schon in der Ganglienzellenschichte, finden sich auch in der Optikusfaserschichte endlich noch Gliazellen vom Typus der Astrozyten, deren faserförmige Ausläufer zwischen den Nervenfasern ein Gerüst bilden und an der Oberfläche der Gefäße, welche sich hier ausbreiten, wie in den Zentralorganen, zu einer Membrana limitans verschmelzen.

Macula und Fovea.

Gegen die Macula (Fig. 569) nimmt die Nervenfaserschichte, wie schon erwähnt, an Dicke ab, während die anderen Schichten zunehmen, um endlich in der Fovea bis

auf die Schichte des Sehepithels zu verschwinden. Dieses verändert sich gegen die Macula in der Weise, daß allmählich die Stäbchen verschwinden und in der Fovea nur mehr Zapfen von geänderter Form (siehe S. 472) vorhanden sind.

Die Zapfen nehmen auch beträchtlich an Länge zu, weshalb hier die Membrana lim. ext. vorgewölbt erscheint, was allerdings von anderer Seite als Kunstprodukt gedeutet wird. Die Kerne dieser Zapfen finden wegen der Dünnheit der letzteren nicht mehr alle an der Limitans Platz und ordnen sich daher in 2—3 Reihen übereinander an. Die Zapfenfasern sind vom Zentrum der Fovea, der sog. Foveola fundi, ringsum radiär nach außen geneigt und bilden in der Macula eine eigene, schrägstreifige Schichte zwischen äußerer Körnerschichte und äußerer plexiformer Schichte, die als Henlesche Faserschichte bezeichnet wird.

In der Gehirnschichte nimmt die innere Körnerschichte durch Vermehrung der Bipolaren an Dicke zu, am auffallendsten ist aber die Dickenzunahme der Ganglienzellenschichte, die in der Macula auf 7—9 Zelllagen anwächst.

Von der Gehirnschicht geht auf die Oberfläche der Fovea nichts mehr über als eine dünne Glialage, welche durch die Grenzhaut des Margo lim. int. abgeschlossen erscheint. Doch kommen hier individuelle Schwankungen vor, so daß manchmal noch einzelne Elemente der inneren Körnerschichte bis in die Fovea reichen können.



Fig. 569. Die Fovea centralis retinae eines menschlichen Auges am senkrechten horizontalen Durchschnitt. Kultschitzkys Flüssigkeit. Rechts der Limbus, bei *F* der Fundus foveae. *ä* äußere retikuläre Schicht; *äk* äußere Körnerschicht; *f* Henlesche Faserschicht; *g* Ganglienzellenschicht; *gl* Glashaut der Chorioidea; *i* innere plexiforme Schicht; *ik* innere Körnerschicht; *le* Limitans externa; *lh* Margo limitans internus und Membrana hyaloidea, die weiter gegen die Fovea zu abgehoben erscheint; *n* Nervenfaserschicht; *p* Pigmentepithel (äußeres Blatt der sekundären Augenblase); *z* Zapfen, etwas schief gelegt. V.140. (v. E.)

Ora serrata retinae.

Am vorderen Rande der Retina sinkt die Schichtung des inneren Blattes plötzlich ab (Fig. 570) zu einem einschichtigen Zylinderepithel, Ziliarepithel, welches mit dem äußeren Blatte, dem Pigmentepithel, weiter zieht, um das Corpus ciliare und die hintere Fläche der Iris als Pars ciliaris und iridica retinae zu überziehen.

Dieser Abfall der Schichten erfolgt aber, wie erwähnt, nicht in einer zum

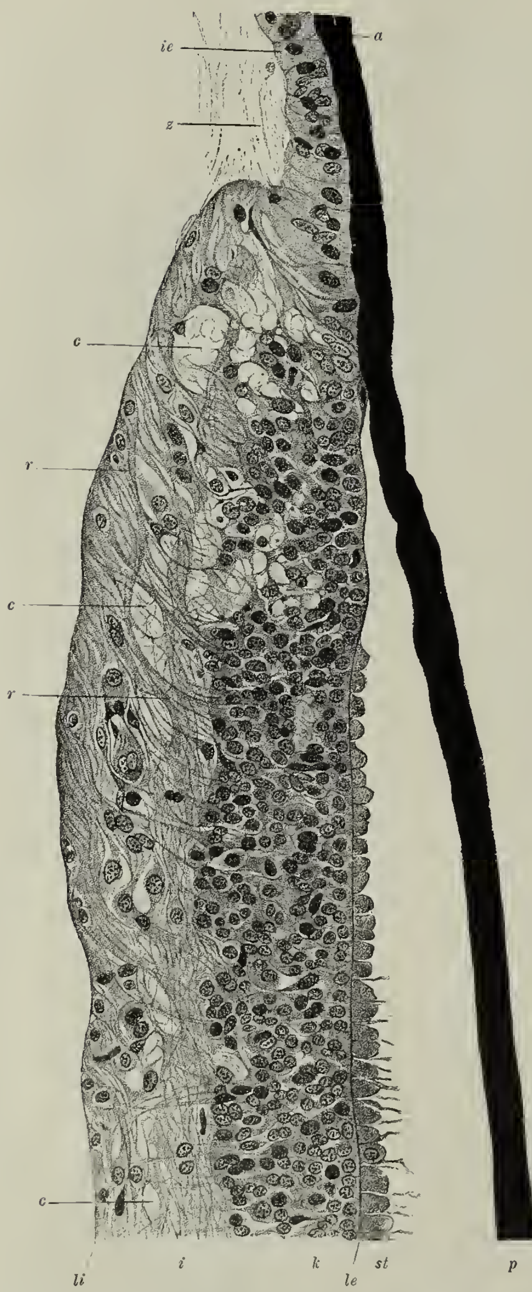


Fig. 570. Ora serrata retinae am meridionalen Durchschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *a* äußere pigmentierte Zellschicht der Pars ciliaris retinae; *c* zystenartige Räume; *i* innere plexiforme Schicht mit der Ganglien- und Nervenfaserschicht zusammengeflossen; *ie* innere pigmentfreie Zellschicht der Pars ciliaris retinae; *k* äußere und innere Körnerschicht zusammengeflossen; *le* Limitans externa; *li* Margo limitans internus; *p* Pigmentschicht abgehoben; *r* Müllersche Radiärfasern; *st* Zapfenschicht; *z* Zonulafäserchen. V. 290. (v. E.)

Äquator des Auges parallelen Kreislinie, sondern in einer, mehr oder minder deutlich gezähnten, oder gezackten Linie, der Ora serrata. Die Zähne fehlen an der temporalen Seite oft ganz, sind dagegen an der nasalen gut ausgebildet.

Am Schnitt erscheint der Abfall verschieden gestaltet, nicht nur individuell, sondern auch je nachdem der Schnitt durch eine Zacke oder zwischen zwei solche fällt. Er kann scharfkantig oder abgerundet sein, aber sogar spornartig überhängend erscheinen.

Wie schon erwähnt, werden die Zapfen hier kürzer, dicker und wegen rascherer Abnahme der Stäbchen relativ zahlreicher. Endlich hören Stäbchen und Zapfen auf, und die Membr. lim. ext. verschmilzt mit dem Kitt zwischen beiden Epithelblättern. Die beiden Körnerschichten mischen sich durch die äußere plexiforme Schichte, verschmelzen und verschwinden schließlich. Die Ganglienzellen und Nervenfasern hören schon $^1/_2$–1 mm vor dem Abfall auf, und die innerste Schichte wird fast nur aus den Faserkegeln der Müllerschen Stützfasern gebildet, sieht daher radiär oder schräg gestreift aus.

Die Augen Erwachsener zeigen in der Gegend der Ora serrata fast stets eigentümliche Höhlen- oder Zystenbildung, welche bereits vor dem 20. Lebensjahre beginnen. Sie bleiben immer auf die Schichten zwischen den beiden Membranae limitantes beschränkt.

Mit dem Alter fießen die Höhlen zu weiten, verästelten Räumen (Blessig) zusammen, so daß zwischen ihnen nur säulenartige Scheidewände aus Stützfasern übrig bleiben. Die Retina nimmt dadurch hier an Dicke zu, so daß sie hinter der zystisch degenerierten Partie dünner ist.

Der vordere Rand der Retina ist in einer Ausdehnung von etwa 4 mm blind.

Die Verhältnisse des doppelten Epithelblattes, welches den Ziliarkörper und die hintere Fläche der Iris überzieht, sollen im Zusammenhang mit der Gefäßhaut besprochen werden.

Der Glaskörper (Corpus vitreum).

Der reife Glaskörper ist eine gallertartige Masse, welche durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen (Index 1,334) und durch einen sehr hohen Wassergehalt (bis zu 98,6 %) ausgezeichnet ist. Trotz des letzteren bewahrt der isolierte Glaskörper seine Form infolge der eigentümlichen Anordnung seiner spärlichen organischen Grundsubstanz.

Diese besteht aus einem gliafaserartigen Stützgerüst (Fig. 571), dessen Fibrillen zu netzartig verbundenen Balken oder scheinbaren Blättern angeordnet sind. Sie bilden

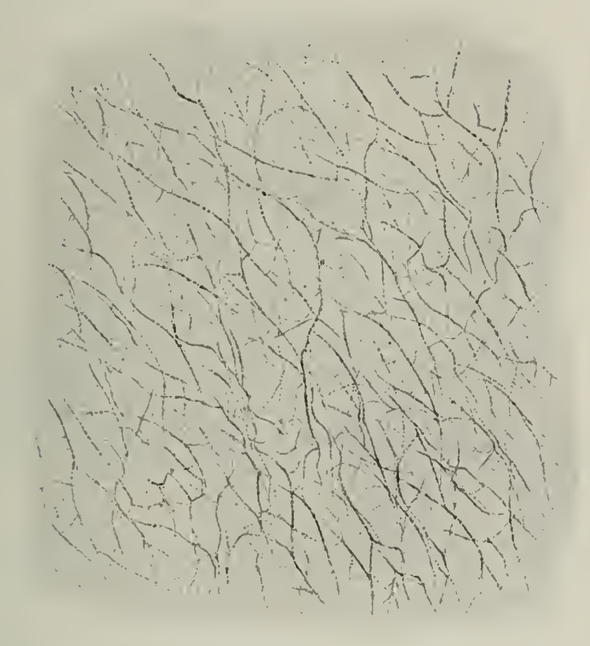


Fig. 571. Glaskörpergewebe (aus der Mitte des Glaskörpers) von demselben Embryo und Schnitt wie Fig. 563. V. 500.

durch vielfache Überkreuzung maschen- und kammerartige Räume, welche die Flüssigkeit, den Humor vitreus, enthalten. Die scheinbaren Lamellen strahlen, besonders vom Orbiculus ciliaris, vor der Ora serrata fächerartig aus. Hier, wie am Sehnerveneintritt, haftet der Glaskörper fest, während er sich im Bereiche der Retina mit seiner oberflächlichen, verdichteten Schichte, der Membrana hyaloidea, leicht ablöst. Das Ziliarepithel vor der Ora serrata muß auch als Matrix des Glaskörpergewebes betrachtet werden, von der aus es weiterwächst. Daher hat man diese Stelle als Glaskörperbasis (Salzmann) bezeichnet (Fig. 574).

Von ihr aus strahlen nun die scheinbaren Lamellen, einerseits nach vorn bis an die Linse aus, andererseits nach innen gegen die Mitte und nach hinten.

Während die Faserbündelchen an der Oberfläche anscheinend fast parallel verlaufen und so eine lamelläre Anordnung vortäuschen, überkreuzen sie sich im Inneren fast unter rechten Winkeln, wobei sie sich immer feiner aufpinseln und so den Kern des Glaskörpers bilden.

Nach innen vom Grenzsaum der Retina, den die einen als Membrana limitans interna bezeichnen, findet sich im hinteren Bulbusabschnitt eine isolierbare, meist abgehobene Membran (Fig. 569), welche von den anderen als eigentliche M. lim. int. aufgefaßt, von ersteren dem Glaskörper als M. hyaloidea zugerechnet wird.

Dieses Häutchen, welches bald fester mit der Netzhaut, bald mit dem Glaskörper, d. h. mit seiner hinteren Grenzschichte, verbunden ist, setzt sich auf den Ziliarteil der Retina fort, während der Glaskörper, welcher hier zurückweicht und vorn in einer seichten Delle, der Fossa patellaris, die Linse aufnimmt, sich mit einer verdichteten Randschichte, der vorderen Grenzschichte (Fig. 574), deutlich abgrenzt und so die hintere Grenze der hinteren Augenkammer bildet.

Diese Grenzschichte ist besonders mit dem Linsenrande fester verbunden, während zwischen der hinteren Linsenfläche und der vorderen Glaskörperfläche ein Spaltraum, der postlentikuläre Raum, vorhanden ist.

In den oberflächlichen Teilen des Glaskörpers, besonders in der Gegend der Ora serrata und des Sehnerveneintrittes finden sich verstreute Wanderzellen, deren Körper oft blasenförmige Auftreibungen zeigen.

Nach außen von der Netzhaut folgt die Aderhaut, welche sich vorn in die Regenbogenhaut fortsetzt.

Die Aderhaut (Chorioidea, Chorioides, Tunica uvea)

ist durch reichen Pigmentgehalt ausgezeichnet[1]). Sie läßt im allgemeinen vier Schichten erkennen:

1. Dem Epithel der Retina anliegend, eine feine, am Querschnitt homogen erscheinende Glashaut, die Lamina basalis (Bruchsche Membran[2]) (Fig. 572). Diese ist nicht für sich isolierbar und läßt bei genauer Untersuchung eine Zusammensetzung aus einer inneren, homogenen, kutikularen Lamelle und aus einer äußeren elastischen Grenz-

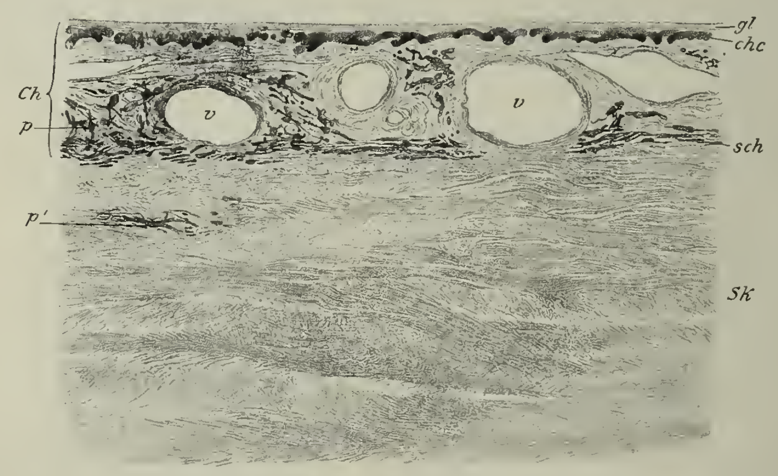


Fig. 572. Chorioidea und Sklera eines enukleierten Auges am senkrechten Durchschnitte. Zenkers Flüssigkeit. *Ch* Chorioidea; *Sk* Sklera; *chc* Lamina choriocapillaris; *gl* Glashaut; *p* Pigmentzellen; *p'* Pigmentzellen in der Sklera; *sch* Lamina epichorioidea; *v* Venae vorticosae. V. 135. (v. E.)

1) Entfernt man von einem Augapfel die Sklera und Hornhaut, so sieht das Auge infolge der reichen Pigmentierung der Aderhaut wie die Beere einer blauen Traube aus, der man den Stiel herausgerissen hat; das Loch entspricht der Pupille. Von dieser Ähnlichkeit rührt die Bezeichnung Tunica uvea her.

2) Andere bezeichnen als solche die faserige Schichte des Dilatator iridis.

schichte erkennen. Letztere besteht aus einem dichten Netzwerk feinster, elastischer Fäserchen, die mit solchen der weiter nach außen gelegenen Schichten zusammenhängen.

2. Die Choriocapillaris, ein engmaschiges Kapillarnetz[1], das in inniger Beziehung zur Ernährung der Sehzellenschichte steht und nur bis zur Ora serrata reicht. Seine Maschen sind vielfach enger als die Durchmesser der weiten, mehrere Blutkörperchen nebeneinander fassenden Kapillaren. Ein feinfaseriges Füllgewebe in den Kapillarmaschen, dem sich nach außen Zellen beimischen, verbindet diese Schichte mit

3. der Gefäßschichte. Diese enthält die groben Gefäßverästelungen, Arterien und die Wirtelvenen (V. vorticosae), welche hinter dem Äquator hervortreten.

Das Stroma zwischen den Gefäßen enthält kollagene und reichlich elastische Fasern und Membranen, Endothelhäutchen, welche zirkumvasculäre Scheiden um die Venen bilden, endlich zahlreiche Pigmentzellen. Während sich die großen Venenstämme oberflächlich ausbreiten, bilden die kleineren eine tiefere Schichte, um dann in die Kapillaren überzugehen. Gegen die Oberfläche nehmen Lamellen und Pigmentzellen besonders zu und bilden die



Fig. 573. Lamelle der Epichorioidea isoliert in verdünntem Glyzerin. *e* elastische Fasern; *p* Pigmentzellen. V. 325. (v. E.)

4. Schichte, die Epichorioidea (Suprachorioidea). Diese besitzt einen ausgesprochen lamellären Aufbau mit Spalträumen zwischen den Blättern.

Die Lamellen (Fig. 573) hängen untereinander vielfach zusammen und enthalten feine, elastische Fasernetze und ganz platte, plump verästelte Pigmentzellen (siehe S. 115), welche von braunen Melaninkörnchen erfüllt sind. Nur die Stelle, welche der Kern einnimmt, ist frei von diesen Körnchen und erscheint im Flächenbilde als rundliche, farblose Lücke. Außerdem ziehen über viele Zellen gerade, helle, sich kreuzende Linien, durch welche der platte Zellkörper oft wie zerschnitten erscheint. Es sind dies Eindrücke der über die Zellen hinwegziehenden elastischen Fasern.

Im Ziliarteil, oft noch hinter der Ora serrata, treten in der Epichorioidea glatte Muskelbündelchen auf[2], welche weiter vorn zu einem mächtigen Muskel, dem M. ciliaris, werden, der hier eine beträchtliche Verdickung der Chorioidea bewirkt. Er besitzt im allgemeinen einen gerüstförmigen Bau durch seitlichen Bündelaustausch,

1) Es gehört mit dem respiratorischen Kapillarnetz der Lungenalveolen und dem um die Schilddrüsenblasen zu den dichtesten Gefäßnetzen überhaupt.

2) Ausnahmsweise finden sich auch weit hinten (um den eintretenden Sehnerven) vereinzelte glatte Muskelzellen (E. Fuchs).

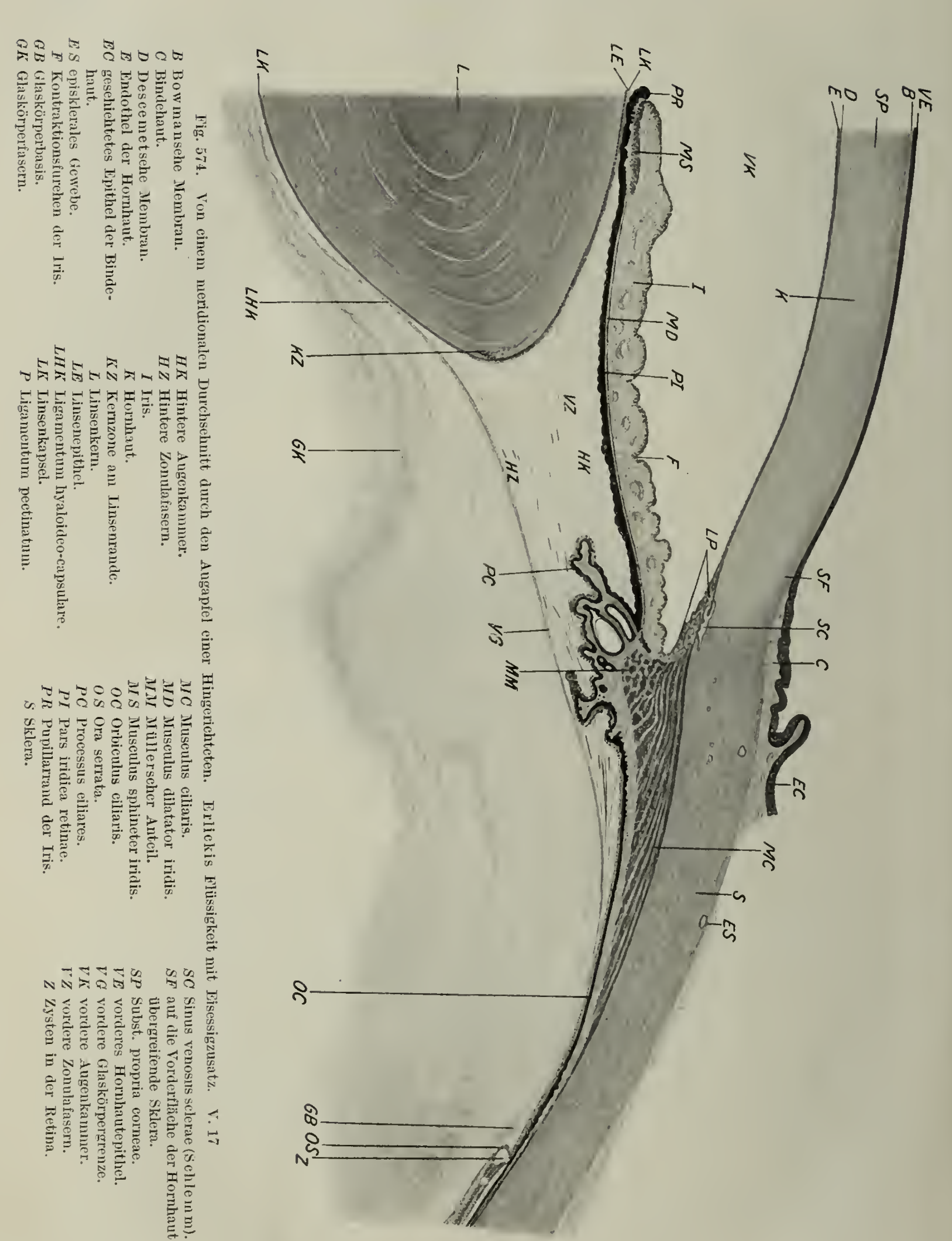


Fig. 574. Von einem meridionalen Durchschnitt durch den Augapfel einer Hingerichteten. Erlickis Flüssigkeit mit Eisessigzusatz. V. 17

B Bowmansche Membran.
C Bindehaut.
D Descemetsche Membran.
E Endothel der Hornhaut.
EC geschichtetes Epithel der Bindehaut.
ES episklerales Gewebe.
F Kontraktionsfurchen der Iris.
GB Glaskörperbasis.
GK Glaskörperfasern.
HK Hintere Augenkammer.
HZ Hintere Zonulafasern.
I Iris.
K Hornhaut.
KZ Kernzone am Linsenrande.
L Linsenkern.
LE Linsenepithel.
LHK Ligamentum hyaloideo-capsulare.
LK Linsenkapsel.
P Ligamentum pectinatum.
MC Musculus ciliaris.
MD Musculus dilatator iridis.
MM Müllerscher Anteil.
MS Musculus sphincter iridis.
OC Orbiculus ciliaris.
OS Ora serrata.
PC Processus ciliares.
PI Pars iridica retinae.
PR Pupillarrand der Iris.
S Sklera.
SC Sinus venosus sclerae (Schlemm).
SF auf die Vorderfläche der Hornhaut übergreifende Sklera.
SP Subst. propria corneae.
VE vorderes Hornhautepithel.
VG vordere Glaskörpergrenze.
VK vordere Augenkammer.
VZ vordere Zonulafasern.
Z Zysten in der Retina.

läßt aber verschiedene Teile erkennen. Seine äußersten Bündel verlaufen fast rein meridional und inserieren am Skleralwulst (S. 487). Sie ziehen bei der Kontraktion die Chorioidea nach vorn und werden daher auch als Tensor chorioideae (Fig. 574, *MC*) bezeichnet. Der vorderste und innerste Abschnitt zeigt rein zirkulären Verlauf und wird als Müllerscher Muskel bezeichnet; zwischen beiden ist eine mehr radiär verlaufende, am Meridionalschnitt deutlich netzartige Partie eingeschaltet.

Beim myopischen Auge kann der zirkuläre Anteil ganz fehlen, während er beim hypermetropen stark entwickelt ist. Der Ziliarmuskel springt dann am Meridionalschnitt mit einer fast rechtwinkeligen Kante nach innen vor.

Die Lücken zwischen den Muskelbündeln sind von Bindegewebe ausgefüllt, das reichlich elastische Fasern, Blutgefäße, Nerven und manchmal (bei stark pigmentierten Augen) auch Pigmentzellen führt.

Nach innen und vorn vom Ziliarmuskel springt die Chorioidea in Form blatt- oder kammförmiger Erhebungen, den Ziliarfortsätzen (Processus ciliares), vor. Sie dienen hauptsächlich zur Regulation des intraokulären Druckes und erzeugen wohl auch das Kammerwasser, aber durch Transsudation, nicht durch Sekretion. Sie sind radiär gegen die Linse gerichtet und bilden, von der Innenfläche betrachtet, in ihrer Gesamtheit die Corona ciliaris, die in der Regel aus 70 solcher Fortsätze besteht.

Ihre Grundlage wird von fibrillärem Bindegewebe[1]), das gegen die Iriswurzel hin eine besonders dichte Anordnung zeigt, mit zarten elastischen Fasern, gebildet, enthält nur spärliche Pigmentzellen und schließt ein weitmaschiges Gefäßnetz ein. Außer dem Hauptfirst besitzen sie seitlich reich gebuchtete, faltenartige Anhänge, die Plicae ciliares.

Ihre Oberfläche wird, wie die des zwischen ihnen und der Ora serrata gelegenen, anscheinend glatten Orbiculus ciliaris, von dem doppelten Epithelblatt der Pars ciliaris retinae überzogen. Diese Oberfläche des Orbiculus ist aber durchaus nicht eben, sondern besitzt stärkere, meridionale Leisten, welche sich nach vorn und nach den Seiten reichlich verzweigen. Indem die Zweige sich zu geschlossenen Maschen vereinigen, entsteht ein Netzwerk mit tiefen Grübchen, das Reticulum von H. Müller.

Diese grubige Oberfläche wird von dem äußeren Pigmentblatte glatt überzogen, wobei sich dessen Zellen in die Grübchen einsenken und es stellenweise zur Bildung drüsenartiger Zapfen (Fig. 575), nicht aber zu einer Schichtung der Epithelzellen kommt.

Diese Pigmentzellen zeigen im Vergleich mit jenen der Pars optica retinae wesentlich andere Verhältnisse. Es fehlen ihnen die inneren Fortsätze und die farblosen Kittleisten, so daß sie keine deutlichen Grenzen erkennen lassen, und ihr Pigment besteht nur mehr aus gröberen und feineren Kügelchen.

Auf den Kämmen der Ziliarfortsätze ist dieses Pigment nur spärlich vorhanden, so daß jene weißlich auf dunklem Grunde erscheinen, da die Zwischenräume (Ziliartäler) und Anhänge stark pigmentiert sind. Dieses Pigmentepithel wird innen von einer Lage pigmentfreier, zylindrischer Zellen, dem Ziliarepithel überzogen, welche im wesentlichen den modifizierten Stützzellen der Netzhaut entsprechen.

Sie sind fest mit dem Pigmentepithel verbunden, so daß eine Ablösung hier nicht vorkommt, und sie nehmen nach vorne an Höhe ab. Sie besitzen längliche, basalständige Kerne und sind meist nach vorne, teilweise aber auch gegen die Ora serrata geneigt, wodurch Überkreuzungen zustande kommen. An ihren Oberflächen tragen sie eine membranartige, kutikulare Bedeckung, die Fortsetzung des Margo limitans internus, der aber in der Nähe der Ora serrata (an der Glaskörperbasis) kaum oder nicht wahrnehmbar ist.

[1]) Es degeneriert in alternden Augen häufig hyalin.

Gegen die Iriswurzel treten in den Zellen ebenfalls Pigmentkörnchen auf, so daß auch dieses innere Blatt zum Pigmentepithel wird, wie dies an der hinteren Fläche der Iris der Fall ist.



Fig. 575. Iriswinkel eines enukleierten Auges am Meridionalschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *C* innerste Schichten der Substantia propria corneae; *Ca* Circulus arteriosus iridis major; *En* Endothel; *Ep* Elastica posterior (Descemeti); *G* Musc. dilatator iridis; *J* Irisstroma; *Lp* Ligamentum pectinatum iridis; *M* Musc. ciliaris; *Ml* sein zirkulärer Anteil (Müller); *Pc* Processus ciliaris; *Pcr* Pars ciliaris; *Pir* Pars iridica retinae; *S* Schlemmscher Kanal; *Sk* innere Schicht der Sklera; *Z* Fasern der Zonula Zinnii; *a* äußeres pigmentiertes; *i* inneres Blatt der Pars ciliaris retinae. V. 90. (v. E.)

Die Iris oder Regenbogenhaut

läßt, von vorn betrachtet, ein kreisrundes Loch, die Pupille, erkennen, welches etwas nasalwärts verschoben ist. Etwa $1^1/_2$ mm nach außen vom Pupillarrand und konzentrisch mit ihm verläuft eine Zackenlinie, an welcher beim Fetus die Pupillarmembran ihren Ansatz fand und welche die vordere Irisfläche in eine innere, schmale Pupillar- und in eine äußere, breitere Ziliarzone teilt.

Die Vorderfläche zeigt eine radiär-streifige, teils netzförmige Zeichnung mit grubigen Vertiefungen (Krypten) und, im Ziliarteil, teils auch konzentrische, sog. Kontraktionsfurchen (Fig. 574).

An der Vorderfläche besitzt die Iris ein Endothel, welches eine Fortsetzung des hinteren Hornhautendothels, aber nicht eine geschlossene Lage polygonaler Zellen, wie dieses, ist, sondern von Elementen der tieferen Schichte vielfach durchbrochen zu sein scheint. Die unregelmäßig polygonalen Zellen besitzen ovale oder nierenförmige Kerne.

Dann folgt eine an Gallertgewebe erinnernde vordere Grenzschichte. Sie besteht vorwiegend aus verästelten Pigmentzellen, welche anastomosieren, aus sehr spärlichen Bindegewebsfibrillen, enthält dagegen reichlich Nervenendigungen. Sie bedingt die Farbe der Iris und ist an blauen Augen schwächer entwickelt als an braunen. An der Stelle von Krypten kann sie, wie das Endothel, ganz fehlen, so daß das Kammerwasser unmittelbar die folgende Gefäßschicht, eine Fortsetzung der gleichnamigen Schichte des Corpus ciliare bespült. Diese bildet das eigentliche Irisstroma und enthält die vorwiegend radiär verlaufenden Gefäße und reichliche Nervengeflechte, eingelagert in ein ungemein zartes, fibrilläres Gewebe, das nur um die Gefäße eine dichtere Anordnung als Adventitia zeigt. Elastische Fasern fehlen im Stroma fast ganz, dagegen enthält es Pigmentzellen, hauptsächlich um die Adventitia der Gefäße, farblose ästige Zellen und spärliche Wanderzellen. Die Pigmentzellen, zahlreich in dunklen (Fig. 576 *A*), spärlich in hellen Regenbogenhäuten (*B*), sind teils verästelte, mit sehr langen und dünnen Ausläufern und mit feinen Pigmentkörnchen; dann finden sich aber im Pupillarteil, welcher den ringförmig angeordneten glatten Musculus sphincter iridis (Fig. 574) enthält, an dessen beiden Flächen, wie ihn selbst durchsetzend, plumpe, dunkel und grobgekörnt pigmentierte sog. Klumpenzellen, welche ektodermalen Ursprunges sind, sich aus der Pars iridica retinae während der Entwicklung losgelöst haben.

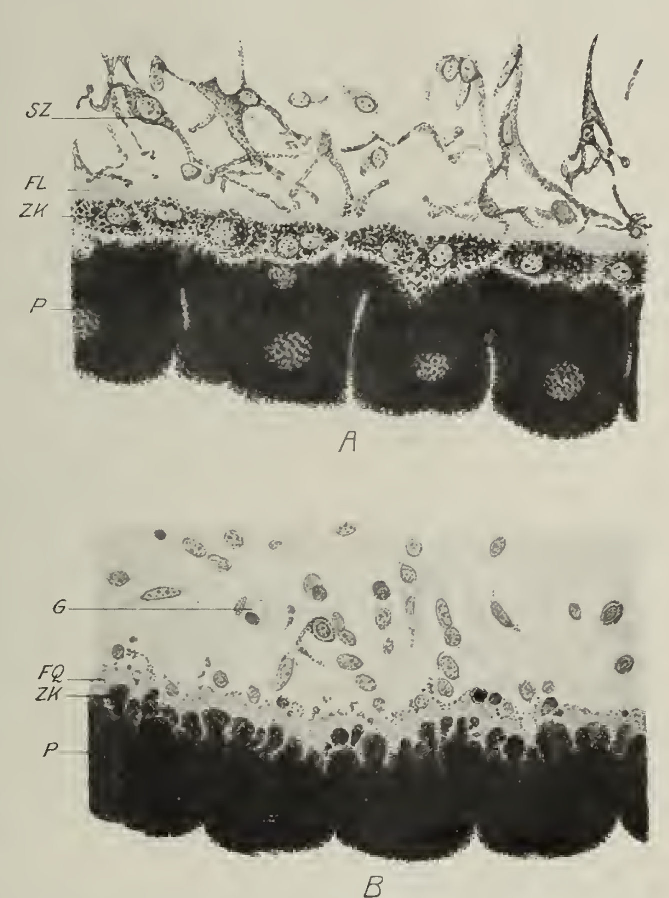


Fig. 576. *A*. Aus einem radiären Längsschnitt durch eine dunkle Iris. Bulbus operativ entfernt, in Formol fixiert. Hinterer Abschnitt. *FL* Fibrillen des Musc. dilatator längs getroffen; *P* Pigmentschichte (inneres Blatt der sekundären Augenblase); *SZ* pigmentierte Stroma-Zellen der Gefäßschicht; *ZK* pigmentierte Zellkörper des Musc. dilatator (äußeres Blatt der sekundären Augenblase). *B*. Tangentialschnitt durch eine helle Iris. Mensch. Müllers Flüssigkeit. Fasern des M. dilatator quergetroffen (*FQ*). *G* Blutgefäße im Stroma. V. 380.

Der M. sphincter iridis ist ebenfalls ektodermaler Natur und schließt als nicht ganz 1 mm breites Band dicht an den Pupillarrand an. Er besitzt ein gerüstartiges Gefüge und ist an seiner hinteren Fläche weniger scharf gegen das hier stärker entwickelte Bindegewebe abgegrenzt.

Der bisher besprochene uveale Teil der Iris wird hinten von der epithelialen Doppellamelle der Pars iridica retinae überzogen. Das innere Blatt bedeckt die freie Hinterfläche der Iris, biegt um den Pupillarrand nach vorn, um an der Umschlagstelle, die bei Betrachtung der Iris von vorn als dunkler Saum sichtbar ist, in das äußere (vordere) Blatt überzugehen.

Während das hintere Blatt seinen Epithelcharakter bewahrt und aus ziemlich hohen, pyramidenförmigen und so dicht pigmentierten Zellen besteht, daß man in der Regel weder Kern noch Zellgrenzen sieht, zeigt das vordere Blatt eine eigentümliche Umwandlung seiner Zellen. Es ist an ihnen nämlich nur ein, der hinteren Lage zugewendeter Teil als kernhaltiger, pigmentierter, spindelförmiger Zellkörper erhalten, während der dem Irisstroma zugewendete Teil in eine längsstreifige, kontraktile Fasermasse, welche den Zellkörper an Länge bedeutend überragt, umgewandelt erscheint.

Die Gesamtheit dieser kontraktilen Teile bildet vor der Pigmentschichte eine streifige, die Furchen, welche nur jene zeigt, glatt überziehende Lage (hintere Grenzschichte), die sich mit Eosin deutlich färben läßt, den Musculus dilatator pupillae (Fig. 576 *A*).

Da die Fasern wie Radien auf den Mittelpunkt der Pupille zulaufen, werden sie an Tangentialschnitten (*B*) quer und schräg getroffen und erscheinen da als kleine und größere, einzelne oder zu Gruppen vereinigte Felder, von denen das eine oder andere einen Kern einschließt.

Gegen den Sphinkter zu geht der Dilatator mannigfache Anastomosen mit jenem ein, und weiter gegen den Pupillarrand werden seine Elemente wieder zu pigmentierten Epithelzellen. An seinem ziliaren (äußeren) Ende schließt der Dilatator teilweise durch Arkadenbildung, Umbiegung in die zirkuläre Richtung ab, wobei sich seine Elemente übereinander lagern, so daß am Meridionalschnitt eine leichte, manchmal auch ganz beträchtliche und weit in das Corpus ciliare hineinreichende Verdickung entsteht (siehe Fig. 574).

Die Linse und ihr Aufhängeapparat.

Die vollkommen durchsichtige, leicht (im Alter immer stärker) gelbliche Linse besitzt einen frontalen Durchmesser von etwa 9 mm, eine Dicke von etwa $3^3/_4$ mm und ist hinten stärker gekrümmt als an der Vorderfläche.

Sie wird ringsum von einer stark und negativ doppelbrechenden kutikularen Haut, der Linsenkapsel (Fig. 574), umschlossen, welche am vorderen Pole und am Äquator eine, mit dem Alter zunehmende Dicke von etwa 11—18 μ, am hinteren Pole eine solche von 2—3,4 μ besitzt.

Am Schnitte anscheinend homogen, läßt sie sich künstlich in Lamellen zerlegen. Besonders am Äquator löst sich die oberflächlichste dieser Lamellen, welche als Zonulalamelle (Fig. 577) bezeichnet wird, leicht ab.

Unter dieser Kapsel liegt an der Vorderfläche der Linse ein einfaches Pflasterepithel, das gegen den Rand höher wird und hier dadurch verschwindet, daß seine Elemente in der sog. Kernzone durch allmähliche Streckung zu Fasern werden und so in die Linsenfasern übergehen. Die Hinterfläche der Linse entbehrt also des Epithels, was sich aus der Entwicklung (siehe S. 464) erklärt.

Die Hauptmasse der Linsensubstanz besteht aus einer weicheren Rinde und aus einem festeren, schwächer lichtbrechenden Kern. Sie wird aus sechsseitigen, prismatischen Linsenfasern aufgebaut, die im allgemeinen von der Hinter- bis zur

Vorderfläche reichen, also in der Mitte am längsten sind. Am Äquator, wo während des ganzen Lebens, wenn auch mit abnehmender Lebhaftigkeit, eine Umwandlung von Epithelzellen in Linsenfasern, also ein appositionelles Wachstum stattfindet, sind die bandförmigen Fasern mit ihren breiten Flächen tangential zum Äquator regelmäßig aufeinander gelagert und bilden so meridionale Reihen (radiäre Lamellen), die am Äquatorialschnitt quer getroffen erscheinen (Fig. 578).

Die jüngeren Rindenfasern besitzen stäbchenförmige Kerne, deren Gesamtheit am Meridionalschnitt einen nach vorn konvexen Bogen bildet, der am Äquator unter

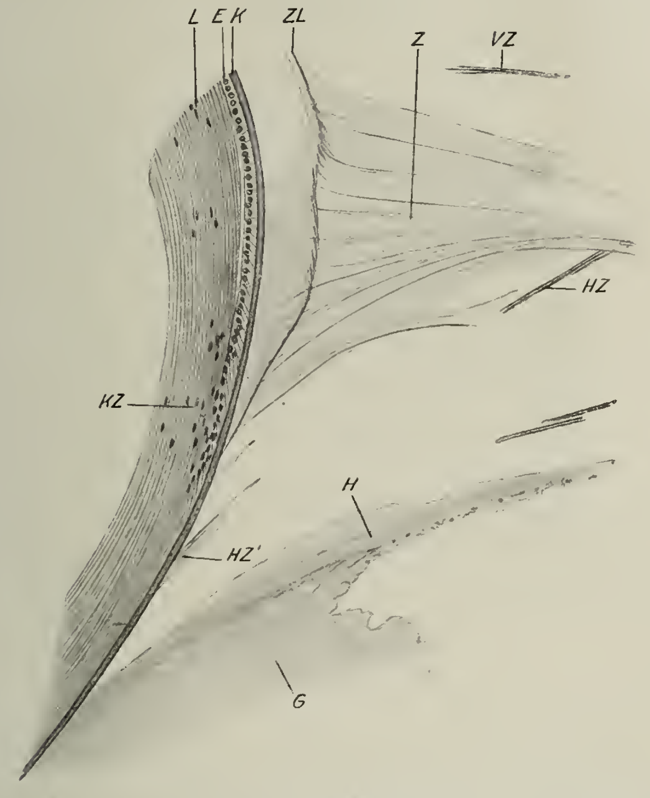


Fig. 577. Aus einem Meridionalschnitt durch die vordere Augenhälfte eines Hingerichteten. Pikrinsublimat. Ansatz der Zonulafasern an den Linsenrand. *E* Linsenepithel; *G* Glaskörper; *H* dessen vordere Begrenzung (Hyaloidea); *HZ* hintere Zonulafasern, bei *HZ'* in die Linsenkapsel *K* einstrahlend; *KZ* Kernzone der Linse; *L* Linsensubstanz (Fasern, längsgetroffen); *VZ* vordere Zonulafasern; *Z* Zonula; *ZL* Zonulalamelle abgehoben. V. 110.

spitzem Winkel in die Kernreihe der Epithelzellen übergeht. Diese Übergangszone ist die Kernzone oder der Kernbogen (Fig. 577).

Die breiten, glatten Oberflächen der Fasern werden durch eine Kittsubstanz verbunden. Da ihre schmalen Ränder sich gegenseitig verkeilen, ist hier ihre Verbindung fester. Die Fasern lösen sich leichter (z. B. beim Trocknen oder beim Kochen) nach der Fläche, wodurch eine zwiebelschalenartig geschichtete, lamelläre Struktur, scheinbar parallel zur Oberfläche, vorgetäuscht wird. Bei den zentralen, älteren Fasern verschwinden die Kerne, und es tritt an den Rändern eine feine Zähnelung auf. Im Inneren lösen sich die meridionalen Reihen in unregelmäßig angeordnete und polygonale Querschnittsfelder auf.

Die kolbig verdickten Enden der Linsenfasern stoßen beim Neugeborenen und bei Säugetieren an den Oberflächen in einer sternartigen, dreistrahligen Figur, die man als Linsenstern bezeichnet, zusammen. Seine Strahlen erscheinen an der Hinterfläche um 180° gegen die Vorderfläche gedreht, was einen bogigen und gedrehten Verlauf der Fasern bedingt, da sie vom Pol der einen Seite an das Ende eines Sternstrahles der anderen Seite reichen.

Beim Erwachsenen ist der dreistrahlige Stern des Kindes nur noch im Linsenkern zu erkennen; in den äußeren Schichten sind neue Strahlen aufgetreten, so daß ein unregelmäßiger, 9—12 strahliger Stern entsteht.

Bei der Fixierung entstehen leicht Spalträume in der Linse, die dann oft mit in Kugelform geronnener Flüssigkeit gefüllt sind.

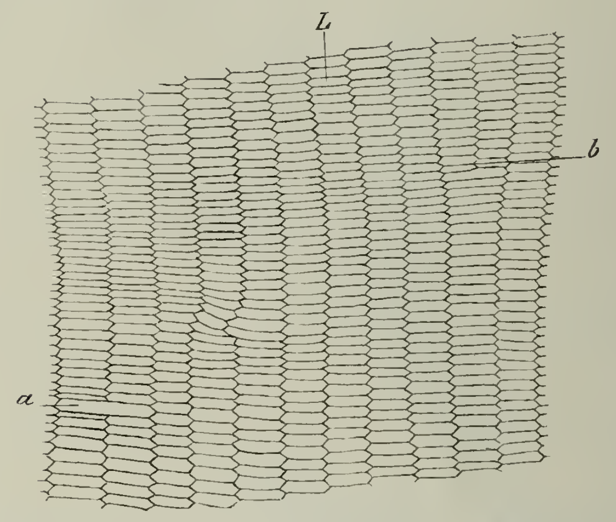


Fig. 578. Aus einem frontalen Querschnitt durch die menschliche Linse nahe dem Rande. Querschnitte der Linsenfasern und Radiärlamellen *L*. Bei *a* eine doppeltbreite Faser; bei *b* Teilung einer Radiärlamelle gegen die Linsenmitte zu. V. 500.

Die Linse wird in ihrer Lage einerseits durch die Randverbindung mit dem Glaskörper (Lig. hyaloideo-capsulare (Fig. 574), andererseits aber — und das ist viel wesentlicher — durch eigentümlich starre, zugfeste Fasern ektodermaler Herkunft, welche von der Pars ciliaris retinae entspringen und radiär an den Linsenrand ziehen, erhalten.

Die Gesamtheit dieser Fasern bildet die Zonula ciliaris, an der man den Ursprung, den freien Teil und die Insertion unterscheidet.

Einzelne der Fasern entspringen schon vor der Ora serrata als kutikulare Oberflächendifferenzierung des Ziliarepithels, teils von der gemeinsamen Glashaut, teils von einzelnen Zellen in Form von Fortsätzen. Die Mehrzahl nimmt ihren Ursprung aber an der vorderen Grenze der Glaskörperbasis in einer buchtigen Linie, welche im allgemeinen die Form der Ora serrata widergibt. Sie bilden hier eine geschlossene Lage und verleihen dem Orbiculus ciliaris die feine, radiäre Streifung. Sie treten dann zu beiden Seiten je eines Ziliarfortsatzes, von denen sie noch immer Verstärkungen erhalten, in die Ziliartäler und vereinigen sich hier zu deutlich getrennten Faserbündeln, welche den Zwischenraum zwischen dem vorderen Ende der Processus ciliares und dem Linsenrande als freier Teil der Zonula durchsetzen, um größtenteils in die vordere Linsenkapsel einzustrahlen. Spärliche Fäserchen kommen aber auch von den Firsten der Ziliarfortsätze und ziehen an die hintere Linsenfläche.

Die Fasern inserieren also teils an der vorderen, teils an der hinteren Fläche der Linse, als stärkere Züge und bilden so das vordere und hintere Zonulablatt (Fig. 577). Der von beiden und von dem Linsenrande eingeschlossene, am Meridionalschnitt dreieckige Raum wurde als Canalis Petiti bezeichnet. Aber auch innerhalb dieses treten schwächere Fasern an den Äquator der Linse. Endlich finden an verschiedenen Stellen Übergänge in zirkuläre Fasern statt.

Durch den Zug der Zonulafasern wird die Linse abgeflacht; bei Kontraktion des M. ciliaris werden die Fasern entspannt — wobei sie niemals wellige Biegungen, eher Knickungen zeigen — und die Linse geht in ihre, stärker gekrümmte Gleichgewichtsform über.

Die äußere Augenhaut (Lederhaut, Sklera oder Sklerotika)

bildet die äußerste, zugleich schützende und formbestimmende Schichte des Augapfels, welche hinten vom Sehnerv unter Bildung der Lamina cribrosa durchbrochen wird, wobei ihre äußeren Schichten unmittelbar als Duralscheide auf den Sehnerv übergehen. Gegen den Äquator verdünnt sich die Sklera, wird nach vorn wieder etwas stärker und geht am Kornealrand in die Hornhaut über, so daß die Faserbündel beider innig zusammenhängen. Dabei greift aber die Sklera vorn (Fig. 574) und hinten etwas über die Hornhaut über, so daß letztere wie eingefalzt in den Rand der ersteren erscheint (Kornealfalz). Am oberen und unteren Kornealrand ist dieses Übergreifen an der Außenfläche besonders stark entwickelt.

Knapp vor diesem Übergange zeigt die Innenfläche der Sklera eine seichte Rinne (Skleralrinne), welche nach hinten durch einen vorspringenden Wulst (Skleralwulst) begrenzt wird. An diesen setzt sich der Ziliarkörper mit seinem Muskel an. Nach vorn von der Rinne ist in das übergreifende Skleralgewebe ein zirkulär verlaufendes, venöses Gefäß, der Sinus venosus sclerae oder der Schlemmsche Kanal eingegraben.

Die Substanz der Sklera besteht aus sich durchflechtenden, sehnigen Bündeln, welche im vorderen Abschnitte einen mehr zirkulären, im hinteren einen mehr meridionalen Verlauf zeigen. Die Sehnen der Augenmuskeln setzen sich direkt in diese Faserbündel fort, und zwar die der geraden in die meridionalen, die der schiefen in die mehr äquatorialen.

Die Querschnitte der Bündel erscheinen fein und gleichmäßig punktiert als Ausdruck der quer getroffenen Fibrillen (Fig. 138 u. 572).

Zwischen den Bündeln finden sich feine, elastische Fasern und Zellen verschiedener Art:

1. Platte Bindegewebszellen, welche an Kern und Zelleib Druckleisten zeigen können, ähnlich den Sehnenzellen.

Im Alter treten in ihrem Protoplasma Fettkügelchen auf, wodurch die bläuliche Farbe der jugendlichen Sklera, die auf dem Durchscheinen des Uvealpigmentes beruht, einem immer stärker werdenden gelblichen Ton Platz macht.

2. In der Gegend des Sehnerveneintrittes und des Skleralwulstes finden sich Pigmentzellen. Solche sind im hinteren Abschnitte in der innersten Schichte, gegen die Epichorioidea zu etwas reichlicher, so daß diese innerste Schichte der Sklera, die außerdem durch reichlichere elastische Fasern und durch einen endothelartigen Belag von platten Bindegewebszellen ausgezeichnet ist, auch als Lamina fusca sclerae bezeichnet wurde. Diese ist aber nicht, wie die Lamellen der Epichorioidea isolierbar.

Endlich können 3. auch Wanderzellen vereinzelt vorkommen.

Die Sklera ist, wie fibröses Gewebe im allgemeinen, sehr gefäßarm; sie wird aber von Kanälen, meist in sehr schiefer Richtung, durchbohrt, in welchen, lose eingebettet, die Gefäße und Nerven für die Chorioidea verlaufen.

An der Außenfläche geht die Sklera in ein lockeres, das episklerale Gewebe über, welches durch großen Gefäßreichtum ausgezeichnet ist.

Die Hornhaut (Cornea)

ist im frischen Zustande vollkommen durchsichtig, anscheinend strukturlos. Sie läßt fünf Schichten erkennen (Fig. 579), welche von vorn nach hinten folgende sind:

1. Das (vordere) Epithel.
2. Die vordere Grenzschicht oder Bowmansche Membran.
3. Die Substantia propria corneae.
4. Die hintere Grenzhaut oder Descemetsche Membran.
5. Das diese bedeckende (hintere) Epithel (Endothel).

Die Hauptmasse der Hornhaut, die Substantia propria, ist dem fibrösen Gewebe sehr nahestehend, von ihm aber durch seine physikalischen Eigenschaften auffällig verschieden. Sie besteht aus leimgebenden Fibrillen, welche platte Bündel bilden, die wieder zu parallel zur Oberfläche geschichteten Lamellen verbunden sind. In den aufeinander folgenden Lamellen kreuzen sich die Faserbündel unter verschiedenen Winkeln, so daß nach und nach alle Verlaufsrichtungen zum Ausdruck kommen.

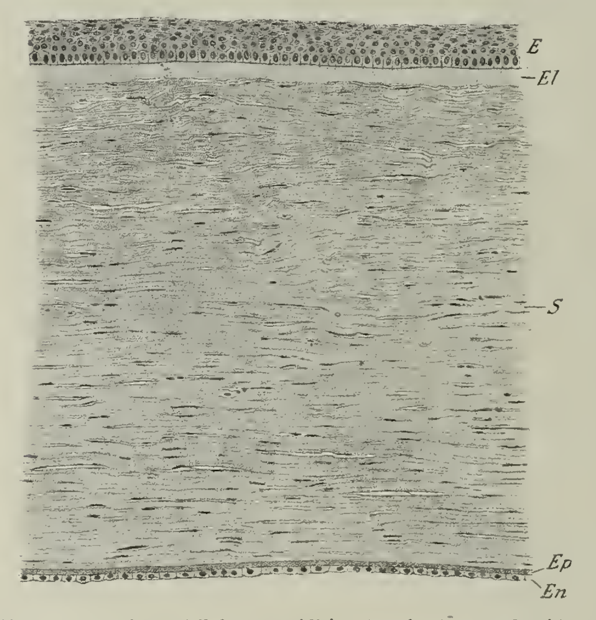


Fig. 579. Mittlerer Teil der menschlichen Hornhaut am senkrechten Durchschnitt. Zenkers Flüssigkeit. *E* vorderes Epithel; *El* Elastica anterior (Bowman); *S* Substantia propria mit Lamellen, Spalten und Kernen der Korneazellen; *Ep* Elastica posterior (Descemeti); *En* Endothel. V. 135. (v. E.)

Die Lamellen hängen überall durch Austausch von Fasern zusammen. Eine reichlich Muzin enthaltende Kittsubstanz verbindet Fibrillen, Bündel und Lamellen; sie bedingt das eigentümliche chemische Verhalten der Hornhaut, welche beim Kochen einen Leim gibt, der mehr Ähnlichkeit mit dem Knorpelleim als mit echtem Bindegewebsleim zeigt.

Feine elastische Fäserchen, die aber mit den gewöhnlichen Methoden nicht darstellbar sind, verlaufen mit den Fibrillen. Sie sind gegen die hintere Grenzhaut dichter angeordnet[1]).

Die fixen Hornhautzellen (auch Hornhautkörperchen genannt) liegen als platte, mit verästelten Ausläufern versehene, den Bindegewebszellen analoge Gebilde zwischen den Lamellen in feinen Spalten, die sie vollkommen ausfüllen.

Sie besitzen einen feinkörnigen Protoplasmakörper und neben dem unregelmäßig gestalteten Kern ein Diplosom. Die Ausläufer schließen sich in ihrem Verlaufe der Richtung der Fibrillen an und anastomosieren nicht nur mit den Zellen derselben, sondern auch mit jenen höherer und tieferer Lagen, so daß die Zellen ein protoplasmatisches Gerüstwerk durch die ganze Hornhautsubstanz hindurch bilden. Die Zellen zeigen vielfach Druckleisten, welche beweisen, daß die Zellen ihre Räume vollständig ausfüllen.

1) Diese dichtere Lage elastischer Fäserchen als Lamina elastica corneae zu bezeichnen (Seefelder), ist nicht zweckmäßig, da es sich nicht um eine isolierbare Haut handelt und schon die Bowmansche und Descemetsche Grenzschicht, bzw. -haut als Elasticae bezeichnet worden sind.

Behandelt man die frische Hornhaut mit Silbersalpeter, so erhält man die Negativbilder der Zellen als helle Lücken auf dunklem Grunde. Umgekehrt treten nach Behandlung mit Goldchlorid die Zellen positiv gefärbt hervor, und beide Bilder decken sich.

Wo die Bündel in den aufeinander folgenden Lamellen sich rechtwinkelig überkreuzen, zeigen auch die Ausläufer der Hornhautzellen einen rechtwinkeligen Verästelungstypus (orthoklone Zellen); folgen die Ausläufer unregelmäßig sich überkreuzenden Bündeln, so ist auch ihre Verästelung unregelmäßig, mehr baumartig (dendroklone Zellen). Dieses Verhalten kommt aber nur bei niederen Wirbeltieren (Frosch, Fig. 325) schärfer zum Ausdruck. Beim Menschen stellen die Zellen plumpe, unregelmäßige und vielfach durchbrochene Protoplasmaplatten mit bald breiten, bald langausgezogenen dünnen Anastomosen dar (Fig. 580).

Außer den fixen Hornhautzellen kommen auch vereinzelte Wanderzellen vor und reichliche Nerven, worüber weiter unten.

Die Bowmansche Membran ist die vordere, fibrillenarme Grenzschichte der Tunica propria und stimmt auch im färberischen Verhalten mit dieser überein [1]). Sie ist daher auch nicht isolierbar, scheint strukturlos und wird nur von zahlreichen Nervenästchen durchbohrt, welche zum Epithel ziehen.

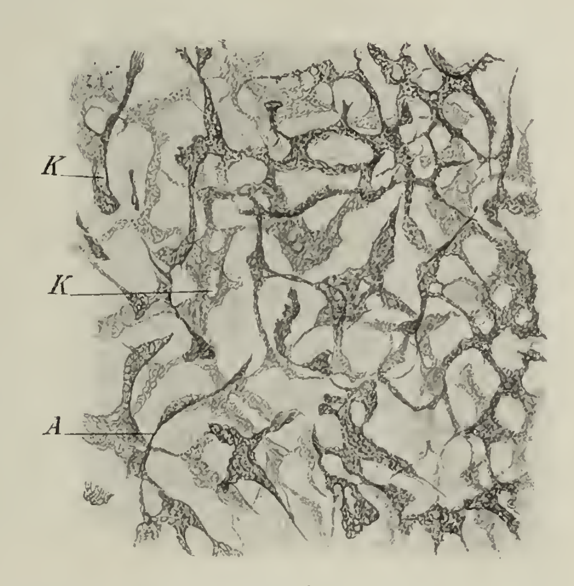


Fig. 580. Hornhautzellen vom Menschen, vergoldet. Flachschnitt. *A* aufsteigende Protoplasmalamelle im Profil; *K* Kern. V. 160. Präparat von Hofrat E. Fuchs.

Gegen die Sklera geht sie in das lockere Bindegewebe der Conjunctiva bulbi über.

Das Pflasterepithel, welches dieser faltenlosen Schicht vollkommen glatt aufsitzt, ist beim Menschen fünfschichtig (Fig. 71); sein Aufbau aus verschiedenen Zellformen, Fuß-, Flügel-, Deckzellen wurde schon beschrieben (S. 74).

Im Epithel werden gelegentlich auch Wanderzellen (Fig. 71) gefunden, welche durch ihre stark färbbaren, unregelmäßigen Kerne leicht kenntlich sind. Auch Nerven finden sich reichlich im Epithel, worüber unten.

Die Membrana Descemeti ist eine isolierbare Glashaut, eine kutikulare Ausscheidung des hinteren Endothels, welche sich durch ihren Chemismus und durch ihr färberisches Verhalten wesentlich vom Stroma und von der vorderen Grenzschichte unterscheidet, aber auch nicht elastischer Natur ist. Gegen den Rand zu zeigt sie warzenförmige Verdickungen und geht endlich in ein Platten- und Balkenwerk über, das weiterhin den Winkel zwischen Hornhautrand und Iriswurzel (Iriswinkel) auskleidet. Es begrenzt noch im Bereich des Kornealfalzes innen den Circulus venosus sclerae, dessen äußere Wand von dem derben Fasergewebe der Sklera gebildet wird (S. 487). Dieser Kanal ist für die Zirkulation von großer Bedeutung, indem in ihm Kammerwasser abfließen kann.

Im Iriswinkel (Fig. 575) geht die aufgefaserte Membrana Descemeti in ein deut-

1) Ihre Bezeichnung als Elastica ant. ist daher nicht gerechtfertigt.

lich netzartiges Balkengewebe, das Ligamentum pectinatum iridis über. Es besteht aus einem skleralen und einem uvealen Anteil. Ersteren bilden plattgedrückte Bindegewebsbündel, welche auch von elastischen Fasern begleitet und von einer zarten Glashaut umschlossen werden, auf welcher platte, endothelartige Zellen sitzen. Die Bündel des uvealen Gerüstwerkes, welche innen im Bogen zur Iris ziehen, sind drehrund, oft knotig verdickt, zarter und entbehren der elastischen Fasern.

Die Räume zwischen den Gerüstbalken, welche mit Kammerwasser erfüllt sind, werden in ihrer Gesamtheit als Fontanascher Raum bezeichnet.

Das Endothel besteht aus einer einfachen Lage niedrig-prismatischer Platten. Während deren Kerne beim Menschen rundlich sind, zeigen sie bei Tieren oft hufeisen- oder sichelförmige Gestalt und schließen in ihrer Konkavität eine eigentümliche Sphäre mit Diplosom ein. Bei der Katze wurden auch Kristalle im Protoplasma nachgewiesen.

Im Bereich der Warzen verliert das Endothel seinen Zusammenhang, setzt sich aber in Form einzelner Zellen auf das Platten- und Faserwerk des Lig. pectinatum und weiter auf die vordere Fläche der Iris fort, wo es aber der vielfachen Gruben und Buchten wegen schwer zu verfolgen ist.

Blutgefäße und Nerven des Auges.

Die Blutgefäße des Augapfels stammen aus der Art. ophthalmica und lassen zwei, größtenteils getrennte, nur im Bereich des Sehnerveneintrittes anastomosierende Gefäßgebiete, das retinale und das ziliare unterscheiden.

Ersteres wird durch die A. und V. centralis retinae (beim Fetus durch die A. hyaloidea), letzteres durch die Arteriae ciliares gebildet.

Die A. centralis retinae tritt in ziemlicher Entfernung vom Augapfel an der Unterfläche des Sehnerven ein, gibt an diesen nur spärliche, dünne Ästchen ab, welche mit solchen der Piascheide, die hauptsächlich den Nerven versorgen, anastomosieren. Nur im Bereiche der Lamina cribrosa gibt die A. centralis retinae reichliche Zweige ab, die mit Ästchen eines Gefäßkranzes, den die A. ciliares posteriores breves um den Sehnerveneintritt bilden, und mit feineren Ästchen der Chorioidea in Verbindung stehen. Von da an ist die A. centralis retinae vollständig unabhängig vom ziliaren System, eine Endarterie, deren Blut nur durch die, manchmal gedoppelte (Fig. 564) V. centralis retinae abgeführt wird.

An der Innenfläche der Papille teilt sich die Arterie in einen kurzen oberen und unteren Hauptast, deren jeder in der Regel wieder in einen nasalen und temporalen zerfällt. Die weitere Aufteilung erfolgt wesentlich in radiärer Richtung, hauptsächlich in der Nervenfaserschichte, wobei aber die Fovea im Bogen umzogen wird. Von letzterem ziehen Ästchen radiär zur Fovea, ohne jedoch ihren Grund zu erreichen, so daß dieser gefäßlos bleibt.

Die Kapillaren sind sehr eng und bilden, besonders im Augenhintergrunde gut entwickelte Netze in der Nervenfaserschichte und darüber in der inneren und äußeren Grenze der inneren Körnerschichte. Das Sehepithel ist, wie erwähnt, gefäßfrei.

Gegen die Ora serrata wird das Gefäßnetz einfacher, und hier gehen etwas weitere Kapillarschlingen in die Venen über. Diese verlaufen meist völlig parallel mit den Arterien.

Im Gegensatz dazu verlaufen die Venen im ziliaren System unabhängig von den Arterien und bilden eigene Stromgebiete.

Die Arteriae ciliares zerfallen in kurze und lange hintere und in vordere. Die A. ciliares posteriores treten, etwa 20 an der Zahl, in der Umgebung des Sehnerveneintrittes an die hintere Bulbushälfte heran, versorgen die Scheiden des Sehnerven und die Lamina cribrosa (siehe oben), senden Äste an die Oberfläche der Sklera, wo sie das episklerale Gefäßnetz bilden und durchbohren endlich die Sklera in eigenen Kanälen (Emmissarien) nur lose eingebettet, meist sehr schief.

Die meisten treten als A. ciliares posteriores breves unmittelbar in die Chorioidea ein und versorgen die hintere Hälfte des Uvealtraktes.

Manchmal finden sich etwas weitere Anastomosen mit Ästen der Zentralgefäße, die man als zilio-retinale Gefäße bezeichnet hat.

Die A. ciliares posteriores longae verlaufen, zwei an der Zahl, im horizontalen Meridian, eine an der nasalen, eine an der temporalen Seite, ohne Äste abzugeben nach vorn, dringen in den Ziliarkörper ein, versorgen den Musculus ciliaris und bilden in der Iriswurzel einen Kranz von Anastomosen, den Circulus iridis major. Aus ihm, teilweise auch aus den Processus ciliares, entspringen Ästchen, welche in radiärer Richtung, unter reichlichen Anastomosen, die Iris bis zum Pupillarrand durchziehen. Hier zerfallen sie in Kapillaren, die schlingenförmig in die Venen übergehen. Unweit des Pupillarrandes bilden die radiären Ästchen einen, meist unterbrochenen Kranz von Anastomosen, den man als Circulus iridis minor bezeichnet.

Die A. ciliares anteriores kommen als paarige Stämmchen von den geraden Augenmuskeln und zerfallen in oberflächliche und in durchbohrende Äste. Erstere versorgen das episklerale Gefäßnetz, die Conjunctiva bulbi und bilden ein Randschlingennetz um den Hornhautrand.

Letztere durchbohren fast senkrecht die Sklera und nehmen an der Versorgung des Musculus ciliaris teil, indem sie mit den Ästen der hinteren, langen Ziliararterien, teils auch mit dem Circulus iridis major anastomosieren.

Seinen Hauptabfluß findet das Blut der Ziliararterien durch die Wirtelvenen (V. vorticosae), welche es nicht nur aus der Chorioidea, sondern auch aus der Iris, den Ziliarfortsätzen und aus den hinteren Teilen des Ziliarmuskels abführen.

Sie sind in der Regel zu zwei Paaren, einem oberen und einem unteren, angeordnet, deren Austrittsstellen zu beiden Seiten des vertikalen Meridians und ziemlich weit hinter dem Äquator (die oberen 7—8 mm, die unteren etwa 6 mm) sich befinden.

Außerdem sorgen kleine, vordere und hintere Ziliarvenen für den Blutabfluß; erstere bilden im episkleralen Gewebe um den Hornhautrand und in den benachbarten Teilen der Bindehaut ein Netz, stehen auch mit dem Schlemmschen Kanal in Verbindung und leiten das Blut aus dem vorderen Teil des Musculus ciliaris ab.

Die Venae ciliares posteriores bilden im episkleralen Gewebe um den Sehnerveneintritt Netze.

Lymphgefäße finden sich nur im episkleralen Gewebe der Bindehaut, fehlen dagegen dem übrigen Auge. Über Abflußwege des Augenkammerwassers, über die Beziehung des Perichorioidealraumes und der Spalträume um den N. opticus zum Lymphgefäßsystem siehe dieses (S. 299).

Nerven.

Das Auge erhält durch die N. ciliares motorische, sensible und sympathische Fasern, welche teils aus dem Ganglion ciliare, teils (und zwar ein Teil der sensiblen) aus dem N. naso-ciliaris stammen. Hauptsächlich sind sie für den Ziliarkörper, für die Iris und Hornhaut bestimmt. Zarte Astchen dringen mit den Zentralgefäßen auch in den Sehnerv, wohl für die Versorgung der Blutgefäße bestimmt.

Die Ziliarnerven durchbohren in den Emmissarien mit den Arterien hinten die Sklera mit 10 oder mehr stärkeren Stämmchen, ziehen zwischen dieser und der Chorioidea nach vorn, wobei charakteristischerweise stets ein stärkerer und ein schwächerer, abgeplatteter, markhaltiger Zweig, der von Epichorioideallamellen eingehüllt ist, die langen Ziliararterien begleiten. Auf diesem Wege geben die Nerven auch Äste an die Sklera und an die Chorioidea ab.

Erstere verzweigen sich hauptsächlich in den inneren Schichten der Sklera, wo sie teils diffus, als sensible Endbäumchen, teils an den Gefäßen endigen.

Letztere bilden feine und gröbere Geflechte, die hauptsächlich für die Gefäße der Aderhaut bestimmt sind und in ihren Knotenpunkten auch multipolare Ganglienzellen eingeschaltet zeigen.

Ein Teil der Bündel durchbohrt aber auch die Sklera, um im episkleralen Gewebe zur Hornhaut zu gelangen und deren oberflächliche Schichten zu versorgen.

Die Hauptmasse der Ziliarnerven löst sich aber, unter wiederholter Teilung, in ein dichtes Ringgeflecht, den Plexus ciliaris, auf. Dieser besteht zumeist aus markhaltigen Fasern und enthält neben größeren, multipolaren, auch kleinere, bipolare, wahrscheinlich motorische Ganglienzellen. Er versorgt den Musculus ciliaris, indem feine, marklose Endgeflechte dessen Fasern umspinnen, teils auch zwischen ihnen frei endigen. Weiter liefern markhaltige Zweige ein feines »Endgitter« an der äußeren Oberfläche des Ziliarkörpers, das allerdings nur bei Tieren gefunden ist und Endbäumchen zwischen den Muskelbündeln, die wohl mit der reflektorischen Kontraktion des Muskels zu tun haben.

Endlich liefert er für die Gefäße umspinnende Geflechte.

In die Iris sendet er markhaltige Stämmchen, die radiär mit den Gefäßen verlaufen, im Bereiche des Circulus iridis minor gröbere, gegen den Pupillenrand immer feiner werdende Geflechte bilden; aus diesen gehen marklose Fäserchen hervor, welche im Sphincter pupillae und an den Gefäßen mit feinsten Geflechten endigen. Ganglienzellen sind nicht sicher nachgewiesen.

Endlich gibt der Plexus ciliaris auch Zweige für die tieferen Hornhautschichten ab.

Zu dem auf S. 259 über die Hornhautnerven Gesagten sei noch bemerkt, daß diese am tiefsten eintretenden Bündel auch am weitesten gegen die Mitte reichen. Sie zeigen eine gerüstartige Anordnung, wobei immer feinere Bündelchen bis nahe unter die vordere Grenzschicht gelangen und hier ein Schlußnetz bilden, das teils für die Propria bestimmt ist (subbasales Netz): teils erheben sich von ihm Äste in großer Anzahl, welche die vordere Grenzschicht durchbohren und durch Teilungen und Anastomosen unmittelbar unter dem Epithel wieder eine flächenhafte Ausbreitung bilden (hypoepithelialer Plexus). Von ihm erheben sich feinste Fäden in das Epithel hinein, um hier abermals durch Austausch und Teilung als endoepitheliales Netz sich auszubreiten; aus diesem ziehen feinste Fäden weiter gegen die Oberfläche, um unter vielen Schlingenbildungen mit Endknöpfen zu endigen.

Die Augenlider.

Die Augenlider (Fig. 581) werden innen von einer festen, aber elastischen, fibrösen Platte, dem Tarsus oder der Lidplatte, gestützt, die man wegen ihrer physikalischen Eigenschaften auch als Lidknorpel bezeichnet hat, obwohl sie histologisch nichts mit Knorpelgewebe zu tun hat.

An seiner Innenfläche wird der Tarsus von der Bindehaut, Conjunctiva tarsalis, überzogen, während ihm außen, durch ein lockeres, prätarsales Bindegewebe getrennt, der quergestreifte, dünnfaserige Musculus orbicularis palpebrarum aufliegt, der bis an den Lidrand heranreicht und seinerseits von der äußeren Haut bedeckt wird.

Diese ist hier sehr dünn, fettlos, enthält aber zahlreiche kleinste Härchen mit Talgdrüsen und Schweißdrüsen, die manchmal Verzweigungen ihrer Schläuche erkennen lassen.

Ihr Corium enthält regelmäßig auch ästige, schwach pigmentierte Bindegewebszellen, sowie Mastzellen.

Am äußeren Lidrande verliert sich allmählich die Hornschicht der Oberhaut, während die Papillen höher werden. Hier sind starke Haare, die Zilien oder Augenwimpern, schräg nach innen eingesenkt, welche zwar eigene Talgdrüsen (Zeis), aber keinen glatten Muskel besitzen.

In der Regel sind zwischen den Wurzeln der Zilien, zwischen Tarsus und M. orbicularis, eigentümliche Drüsen vom Baue der Schweißdrüsen, die aber gestreckte, gedrehte Schläuche darstellen, die Mollschen Drüsen eingelagert, welche mit ihren gerade verlaufenden Ausführungsgängen entweder selbständig an der äußeren Lidkante oder in den Haarbalg einer Zilie einmünden. Ihr nach dem apokrinen Typus sezernierendes Epithel kann, wie bei den Schweißdrüsen, bald hoch zylindrisch, bald kubisch, ja selbst stark abgeplattet, die Lichtung bald eng, bald stark erweitert erscheinen. Diese wechselnden Funktionszustände können in ein und demselben Schlauche beobachtet werden.



Fig. 581. Oberes Augenlid einer jungen Frau am senkrechten Durchschnitt. Erlickis Flüssigkeit. *a* Arcus tarseus; *b* Haarbälge; *c* Conjunctiva palpebrae (pars fixa); *c'* ihr Übergang in die Conj. fornicis (p. mobilis); *f* Fettläppchen; *g* glatte Muskelbündel des Müllerschen Lidmuskels; *h* Haut; *k* Krausesche akzessorische Tränendrüse; *m* Mollsche Drüsen; *m'* Ausführungsgang einer solchen in den Haarbalg mündend; *mb* Meibomsche Drüse; *mb'* ihr Ausführungsgang; *o* Musc. orbicularis palpebrarum; *o'* Musc. ciliaris Riolani; *t* Tarsus; *w* Zilien. V. 11. (v. E.)

In den Tarsus eingebettet, liegt eine große Anzahl langgestreckter, zur Längsachse des Tarsus senkrecht gestellter Talgdrüsen, die Meibomschen Drüsen[1]), deren nahe dem inneren Lidrande gelegene Mündungen am umgestülpten Lide als stichförmige Öffnungen sichtbar sind.

Durch die Wurzeln der Zilien wird ein Teil des M. orbicularis palpebrarum an die Innenseite des Lides abgedrängt; ja sogar an der Innenseite der Ausführungsgänge der Meibomschen Drüsen können noch einzelne Bündelchen gefunden werden. Man hat diesen Lidrandteil des M. orbicularis auch als M. ciliaris Riolani bezeichnet.

Zwischen M. orbicularis und dem Tarsus findet sich das mehr lockere, auch spärliche Fettläppchen enthaltende, prätarsale Bindegewebe, in dem auch ein stärkerer Arterienbogen, der Arcus tarseus, verläuft, der am senkrechten Durchschnitt durch das Lid quergetroffen erscheint.

Im oberen Teile des oberen (im unteren des unteren) Lides nimmt das Fettgewebe zu. Hier strahlen auch glatte Muskelbündel, Züge des M. tarsalis oder Müllerschen Lidmuskels ein, welcher mit dem M. levator palpebrae im Zusammenhang steht, andererseits sich mittels elastischer Sehnen am Tarsus anheftet.

Am oberen Rande des Tarsus, regelmäßig am Fornix, oder manchmal noch im Tarsus selbst eingelagert, finden sich kleine, tubulo-alveoläre Drüschen vom Bau der

---

1) Die Bezeichnung Glandulae tarsales ist wenig zutreffend, da auch andere Drüsen im Tarsus vorkommen können, andererseits (bei Tieren) ein Tarsus fehlen kann.

Tränendrüse, welche man als akzessorische Tränendrüsen von C. Krause (Fig. 581, *k*) bezeichnet. Die im Tarsus selbst eingeschlossenen, aberranten Läppchen hat man mit dem eigenen Namen der tarsalen Tränendrüsen oder Wolfringschen Drüsen belegt.

Die Bindehaut, Conjunctiva, ist eine Schleimhaut, welche als Conjunctiva palpebralis die Innenfläche der Augenlider und als C. bulbi den vorderen Teil der Sklera und teilweise die Hornhaut überzieht. Beide gehen im Fornix ineinander über. Die mit dem Lide und dem Randteil der Hornhaut fest verbundenen Teile hat man auch als C. fixa von den verschieblichen Teilen, der C. mobilis (Fig. 581 *c*), unterschieden (H. Virchow).

Die bindegewebige Grundlage der Conjunctiva ist in den fixen Teilen ein ziemlich derbes, in den verschieblichen Teilen ein sich auflockerndes und, besonders über dem Bulbus, auch mit Fettzellen durchsetztes Bindegewebe, dem elastische Fasern beigemengt sind. Es zeigt eine reichliche Infiltration von lymphoiden Elementen, unter denen stets Plasmazellen in großer Menge gefunden werden. Besonders in den vom Lidrande entfernteren Teilen der Conjunctiva tarsalis, aber auch im Fornix, verdichtet sich das lymphoide Gewebe zu förmlichen solitären Lymphknötchen, deren Vorkommen allerdings großen individuellen Schwankungen unterworfen und bei Reizzuständen der Bindehaut stark vermehrt sein kann.

Das Epithel ist in der Nähe des Lid- und Hornhautrandes ein geschichtetes Pflasterepithel, in dem gelegentlich Becherzellen vorkommen. Es geht im infiltrierten Teile der C. tarsalis in ein zweischichtiges, weiter gegen den Fornix in ein mehrschichtiges Zylinderepithel über. Seine oberflächlichen Zellen zeigen eine Art Kutikularsaum und enthalten auch zahlreiche bauchige Schleimzellen (Becherzellen), einzeln oder in Gruppen, die an endoepitheliale Drüsen erinnern, zwischen sich eingelagert.

Während im Bereich der Conj. tarsalis, näher dem Lidrande, die Schleimhautoberfläche glatt erscheint, zeigt sie weiter davon entfernt eine flachwarzig-grubige Oberfläche, die teils durch Furchen, teils durch echte, schlauchförmige Einsenkungen hervorgerufen wird. Diese sind wegen ihres Gehaltes an Becherzellen auch als Schleimdrüsen bezeichnet worden (Henle, Baumgarten), müssen aber von Längsschnitten durch Furchen wohl unterschieden werden.

Im Fornix besitzt die Bindehaut deutliche Falten, die aber verstreichbar sind.

Der auf den Randteil der Hornhaut, oben weiter als unten übergreifende Abschnitt der Bindehaut (C. cornealis) zeigt deutliche Papillen, reichliche elastische Fasern und das geschichtete Pflasterepithel mehr kubische Basalzellen und nicht selten Pigmentkörnchen.

Die Plica semilunaris ist eine Falte der Bindehaut, deren Epithel besonders an der äußeren (nasalen) Fläche reich an Becherzellen ist; in ihrer bindegewebigen Grundlage findet sich, beim Weißen höchst selten, öfter bei farbigen Rassen, ein Knorpelplättchen. Es entspricht dem Blinz- oder Nickhautknorpel der Tiere.

Die Caruncula lacrymalis zeigt eine bunte Mischung von Merkmalen der äußeren und der Bindehaut. Sie wird an ihrer Kuppe von einem hohen, geschichteten Pflasterepithel überzogen, an dessen Oberfläche sich aber Gruppen von Becherzellen eingelagert finden können. Den Abhang bedeckt das typische, geschichtete Zylinderepithel der Conjunctiva.

Ihre von lymphoiden Elementen durchsetzte Propria enthält zahlreiche Härchen mit Talgdrüsen, spärliche quergestreifte Muskelfasern, Schweißdrüsen und kleinste Läppchen vom Baue der Tränendrüse.

Die Tränendrüsen (Fig. 582) bestehen aus mehreren Gruppen tubulo-alveolärer Drüsen, die im wesentlichen den Bau rein seröser Drüsen aufweisen, im geladenen Zustande körnchenerfüllte Zellen mit Sekretkapillaren, auch gut entwickelte Korbzellen besitzen. Andererseits entbehren sie — und darin unterscheiden sie sich z. B. von

der Parotis — der Speichelröhren und der Schaltstücke; auch lassen die absondernden Gänge deutliche Lichtungen erkennen, und die Zellen besitzen mehr zylindrische Form. Die intralobulären Ausführungsgänge werden von einem niedrig-zylindrischen bis kubischen, die interlobulären von einem zweireihigen Zylinderepithel ausgekleidet.

Die Tränenkanälchen werden von geschichtetem Pflasterepithel ausgekleidet und besitzen reichlich elastische Fasern in ihrer Wand.

Der Tränensack zeigt zwei- bis mehrreihiges Zylinderepithel, wie der Tränennasengang. Bemerkenswert ist in ihrer Wandung ein weitmaschiger Venenplexus.

Blutgefäße. Die von beiden Seiten in die Lider eintretenden A. palpebrales vereinigen sich zum Arcus tarseus (s. o.), dessen Zweige ein, die Haut mit ihren An-



Fig. 582. Tränendrüse vom Manne. Kleinstes Läppchen am Durchschnitt. Müllers Flüssigkeit. *a* kleiner Ausführungsgang, intralobulär sich verzweigend; *b* Alveolengänge, teils mit enger, teils mit weiter Lichtung, dazwischen auch schmälere sog. Schaltstücke; *c* intralobuläres Bindegewebe mit Gefäßen; *f* Fettzelle; *A* größerer interlobulärer Ausführungsgang mit zweireihigem Epithel im Querschnitt. V. 112. (v. E.)

hangsgebilden versorgendes äußeres und ein, in der Conjunctiva gelegenes inneres Netz bilden. Die Meibomschen Drüsen erhalten ihre dichten, umspinnenden Netze größtenteils von prätarsalen Ästchen, die nur spärlich durch den Tarsus hindurchtreten. Besonders in der Conjunctiva palpebralis ist ein dichtes, hypoepitheliales Kapillarnetz vorhanden, dessen Röhrchen durch seitliche, blindsackartige Erweiterungen ausgezeichnet sind (C. Langer).

Ästchen der Bindehautgefäße anastomosieren mit den ziliaren Zweigen des Randschlingennetzes am Hornrautrande.

Die Lymphgefäße bilden in den Lidern ein äußeres und ein inneres Netz, welche sowohl durch den Tarsus hindurch, als auch am Lidrand miteinander in Verbindung treten. Die Bindehaut führt oberflächliche Lymphkapillaren, die am Hornhautrande enden; sie gehen in klappenführende Netze der Tiefe über.

An Nerven sind die Lider sehr reich. Ein dichter, prätarsaler Plexus, nahe dem Lidrande (Lidrandplexus), versorgt Zilien, Drüsen, Muskel und Bindehaut.

Diese erhält noch Zweige, die am oberen (unteren) Rande des Tarsus eintreten. Die Nerven endigen teils endoepithelial als diffuse Verzweigungen, teils in den von W. Krause entdeckten Endkolben dicht unter dem Epithel oder (in den Papillen der Conj. cornealis) in Meißnerschen Tastkörperchen. Aber auch Endknäuel oder -bäumchen sind in der Propria der Bindehaut beschrieben.

Das Gehörorgan.

Das Gehörorgan setzt sich aus einem schalleitenden und einem schallempfindenden Teil zusammen. Der erstere besteht aus einem winkelig nach unten geknickten, teils häutigen, teils knorpeligen, teils knöchernen Rohre, welches vom Grunde der Ohrmuschel als äußerer Gehörgang beginnt und sich in die Ohrtrompete (Tuba Eustachii) fortsetzt, die sich in die Rachenhöhle öffnet. An der Knickungsstelle ist aber der äußere Gehörgang durch das Trommelfell gegen die Ohrtrompete abgeschlossen; letztere schiebt sich jedoch mittels eines blinden Endes über die Knickungsstelle empor. Dieser blinde Sack, die Paukenhöhle oder das Cavum tympani enthält die Gehörknöchelchen, welche die Verbindung mit dem schallempfindenden Apparate herstellen.



Fig. 583. Schema des linken häutigen Labyrinthes von innen gesehen. Nervenendstellen rot. *a* obere, *b* äußere, *c* hintere Ampulle; *d* Macula acustica utriculi; *e* Macula acustica sacculi; *ff* Organon spirale (Corti) des Ductus cochlearis; *g* Ductus reuniens (Hensen); *h* Caecum vestibulare; *i* Caecum cupulare; *k* Saccus endolymphaticus in den Ductus endolymphaticus und dieser in den Ductus utriculo-saccularis sich fortsetzend. (Nach v. Ebner, leicht abgeändert).

Der schallempfindende Teil oder das innere Ohr ist in das Felsenbein eingebettet und besteht aus einem kompliziert gestalteten, geschlossenen System von häutigen Röhren und Säckchen, welches das häutige Labyrinth darstellt.

Dieses nimmt seinen Ausgang von einer Verdickung des Hornblattes zu beiden Seiten des Rautenhirns, der sog. Labyrinthplatte, die sich zu einer weit offenen Grube, der Gehörgrube einsenkt. Diese vertieft sich zu einem annähernd birnförmigen Säckchen oder Bläschen und schnürt sich in der dritten Woche als Gehör- oder Labyrinthbläschen vom Hornblatte ab (Fig. 584). Die Abschnürungsstelle bleibt eine Zeit lang als trichterförmige Einziehung (*A*) von außen sichtbar, um dann zu verschwinden. Der spitzenartig ausgezogene dorsale Pol des Bläschens bleibt zunächst durch einen soliden Epithelstrang mit dem Grunde des Einziehungstrichters verbunden. Während sich dieser Epithelstrang auflöst, wird der zugespitzte Fortsatz des Bläschens durch eine von außen und vorne einschneidende Furche vom übrigen Teil als Anlage des Ductus und Saccus endolymphaticus abgesetzt. Das Gehörbläschen, an dessen Boden sich eine Ansammlung von Ganglienzellen, die Anlage des Ganglion acusticum entwickelt (Fig. 585), schmiegt sich dicht an das Rautenhirn an und ist zunächst ringsum von dem spaltenlosen Mesenchymgewebe umgeben. Die epitheliale Wand des Bläschens wächst durch mitotische Zellvermehrung und erfährt durch mannigfache Faltungen, Auswachsen und Einschnürungen eine Umgestaltung zu einem verwickelten, mit verschiedenen Erweiterungen versehenen Röhren- und Gangsystem.

Im oberen und vorderen Teile, nach außen von der Anlage des Ductus endolymphaticus entstehen drei platte, senkrecht zueinander gerichtete Falten, deren mittlere Teile sich dicht aneinander legen, endlich zu einer soliden Epithelplatte verschmelzen, während der Randteil allein regsam bleibt und weiter wächst. Dadurch wird die solide Mittelplatte schließlich gelockert (Fig. 586), vom Mesen-

chym durchbrochen, und die Randteile erscheinen in halbkreisförmige Röhren, den oberen, äußeren und unteren Bogengang umgewandelt, die mit dem Rest des Bläschens in offener Verbindung bleiben.

Dieses treibt an seinem unteren Ende ein sich allmählich schneckenförmig aufwindendes Rohr aus, den Schneckenkanal, der sich durch eine Einschnürung, die schließlich zu einem dünnen Verbindungsrohr, dem Ductus reuniens wird, vom Rest des Bläschens absetzt. Dieser erfährt abermals durch eine Einschnürungsfurche eine Zweiteilung in ein rundliches Säckchen, das durch den Ductus reuniens mit dem Schneckengang in Verbindung bleibt (Fig. 586) und in einen schlauchförmigen Abschnitt, in welchen die Bogengänge, teilweise mit ampullenartigen Erweiterungen, einmünden. Beide Säckchen, das elliptische, der Utriculus, und das rundliche, der Sacculus, bleiben aber durch einen engen, gegabelten Gang, den Ductus utriculo-saccularis, verbunden, und

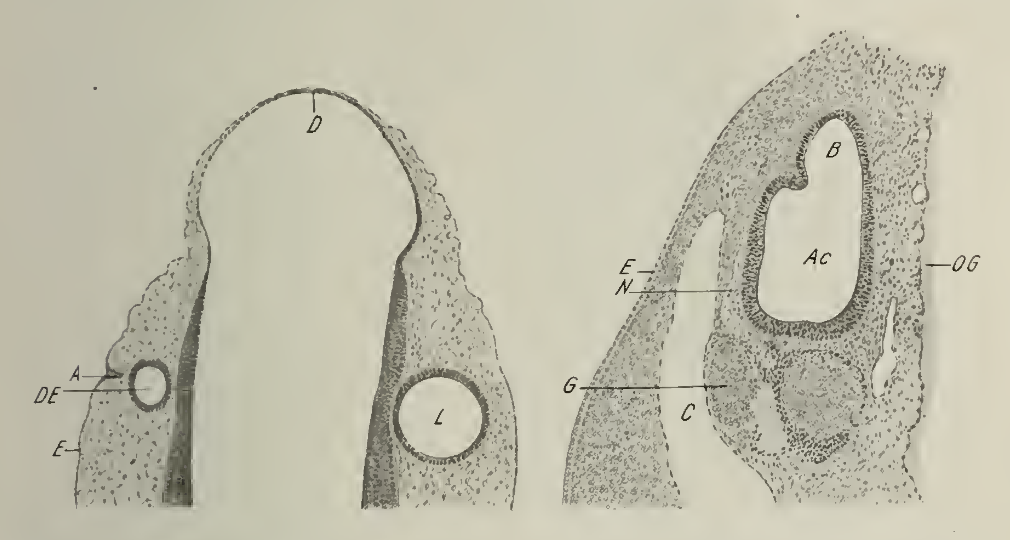


Fig. 584. Frontaler Längsschnitt durch den Schädel eines menschlichen Embryos. (Aus der Sammlung Prof. F. Hochstetters.) Anlage des häutigen Labyrinthes. Der Schnitt ist links höher dorsal gefallen als rechts. Er zeigt links die ursprüngliche Abschnürungsstelle *A* und die Anlage des Ductus endolymphaticus *DE*; rechts das undifferenzierte Labyrinthbläschen *L*. *D* Decke des Rautenhirns; *E* Hornblatt. V. 42.

Fig. 585. Ein weiteres Stadium der Labyrinthentwicklung von einem 4,5 mm langen Embryo. Fix. in Brancas Gemisch. Delafields H.-E. Der Schnitt weiter ventral, als der vorige. Beginnende Abfaltung des oberen Bogenganges *B*. *Ac* Alveus communis; *C* Vena cardinalis; *E* Anlage der Epidermis; *G* Ganglion; *N* Nervenästchen; *OG* oberflächliche Gliahülle. V. 75.

dieser setzt sich fort in den zu einem langen Röhrchen ausgewachsenen Ductus endolymphaticus, der mit einer Erweiterung, dem Saccus endolymphaticus unter die dura mater des späteren Felsenbeins zu liegen kommt.

Das Mesenchym, welches dieses verwickelte Röhrensystem umschließt, verdichtet sich dann in seinen äußeren Teilen zur knorpeligen Gehörkapsel (Fig. 586, *K*), während seine inneren Teile sich aufzulösen beginnen, wodurch Hohlräume zwischen der Knorpelwand und der von einer dünnen Mesenchymschichte überzogen bleibenden Epithelwand entstehen (Fig. 147), die in ihrer Gesamtheit den sog. perilymphatischen Raum bilden.

Beim Erwachsenen ist das häutige Labyrinth in die formähnliche Kapsel des knöchernen Labyrinthes eingelagert, füllt diese aber nicht vollkommen aus, sondern ist in ihr teilweise durch feine Bindegewebsstränge aufgehangen und wird sowohl selbst von einer Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt, als auch von einer solchen, der Perilymphe, umgeben.

Das häutige Labyrinth enthält die spezifischen Nervenendstellen des N. acusticus, der durch den Porus acusticus internus herantritt und alsbald in eine Anzahl von Ästen für diese Endstellen, deren beim Menschen und bei den Säugetieren sechs vorhanden sind, zerfällt.

Das häutige Labyrinth (Fig. 583) besteht aus drei halbzirkelförmigen Kanälen, welche nahezu senkrecht zueinander gestellt sind und als oberer frontaler, äußerer horizontaler und hinterer sagittaler unterschieden werden.

Diese drei Bogengänge münden in ein längliches Säckchen, den Utriculus, und zwar besitzt ein Schenkel (Crus ampullare) jedes Bogenganges eine ampullenförmige Auftreibung, die Gehörampulle, an der Einmündungsstelle, welche ebenfalls als obere, äußere und hintere bezeichnet wird. Die obere und äußere Ampulle liegt dicht beisammen, nahe dem oberen Ende des Utriculus, während die hintere Ampulle an seinem unteren Ende liegt. Von den anderen Schenkeln der Bogengänge vereinigen sich der obere und hintere zu einem gemeinsamen Rohr, Crus commune, während der äußere selbständig neben diesem mündet.



Fig. 586. Abfaltung des oberen und lateralen Bogenganges (*OB* und *LB*) bei einem menschlichen Embryo von 15 mm Länge. Sublimatfix. Delafields H.-E. *DE* Ductus endolymphaticus, bzw. Recessus labyrinthi; *E* Epidermis; *G* Ganglion; *K* knorpelige Gehörkapsel; *OG* oberflächliche Gliahülle. V. 75.

Der Utriculus hängt durch ein enges Rohr, den Ductus utriculosaccularis, mit einem rundlichen Säckchen, dem Sacculus, zusammen, von dem wieder ein enges Röhrchen, der Canalis reuniens (Hensen), entspringt, welcher in einen schneckenförmig aufgewundenen Kanal, den Ductus cochlearis, führt. Von der Mitte des Ductus utriculo-saccularis setzt sich ein enges Rohr, der Ductus endolymphaticus durch den Aquaeductus vestibuli auf die Innenfläche des Felsenbeines fort, wo er sich zum Saccus endolymphaticus erweitert.

Die Sinnesepithelien sind nun im Gehörorgan ganz anders beschaffen als im Riechorgan; die Endstellen, welche Sinnesepithel tragen, sind nirgends mit peripheren Ganglienzellen versehen, voneinander vollständig getrennt und in ihrer Bedeutung verschieden.

Jede Ampulle enthält eine als Crista, jedes Säckchen je eine als Macula bezeichnete Nervenendstelle. Die ausgebreitetste findet sich im Ductus cochlearis als Papilla spiralis oder Cortisches Organ.

Während die Endstellen der Ampullen einen übereinstimmenden Bau zeigen, mit dem, trotz einiger Verschiedenheit, prinzipiell auch jener der Maculae übereinstimmt, so daß beide zusammen besprochen werden können, ist der Bau der Papilla spiralis so verschieden, daß er eine gesonderte Besprechung erfordert. Ebenso steht sie im Gegensatz zu den anderen Nervenendstellen in Hinsicht auf ihre funktionelle Bedeutung: sie allein dient zur Vermittlung von Gehörempfindungen, während die anderen vestibularen Endstellen, nach einer, allerdings nicht vollkommen erwiesenen Theorie mit der Erhaltung des Gleichgewichtes und mit der Empfindung für Bewegungsvorgänge im Zusammenhang stehen und als statisches Organ dem eigentlichen Gehörorgan gegenübergestellt werden.

Die Bogengänge, Ampullen und Säckchen.

Die Bogengänge (Fig. 587) liegen mit ihrer konvexen Seite dem Periost dicht an, während sie an der konkaven Seite von einem weiten, perilymphatischen Raum

umgeben sind. Ihre Wand wird von einer Membrana propria gebildet, deren Innenfläche von einer, nicht überall gleich stark entwickelten, fast glasartigen Basalmembran überzogen wird, auf welcher dann ein einfaches Plattenepithel aufsitzt.

Die Membrana propria besteht aus einer lückenlosen, feinfaserigen Grundsubstanz mit verästelten, anastomosierenden Zellen und geht nach außen in die Bälkchen des perilymphatischen Gewebes und in das Periost über. Erstere sind, wie die Membrana propria, frei von elastischen Fasern und sind von flachen Zellen, nach Art eines

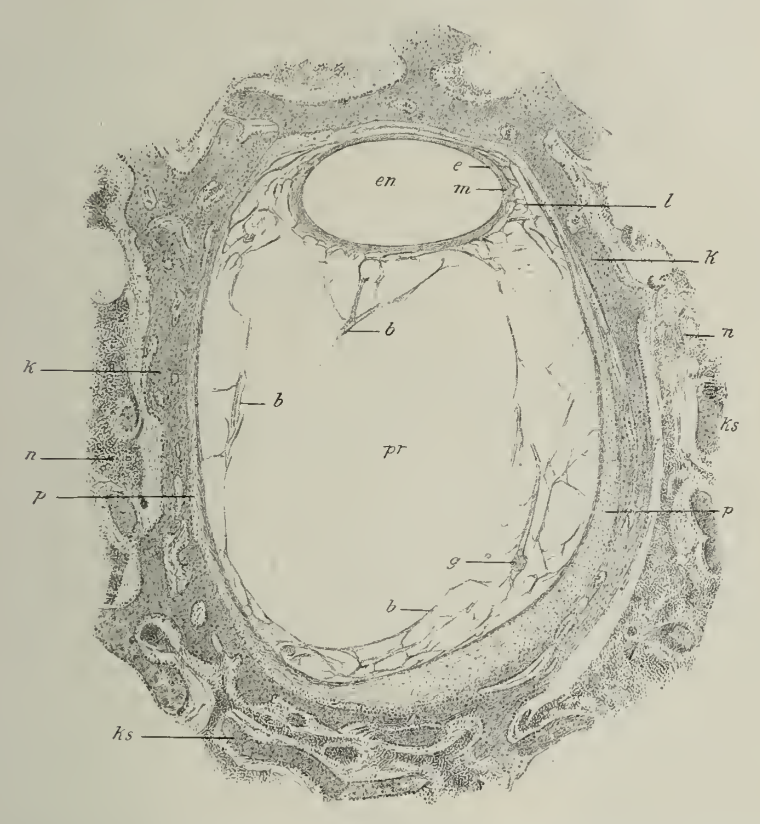


Fig. 587. Äußerer Bogengang des Erwachsenen am Querschnitt. Müllers Flüssigkeit. *b* Bindegewebsbälkchen, den perilymphatischen Raum durchsetzend; *e* Epithel; *en* endolymphatischer Raum des häutigen Bogenganges; *g* Blutgefäß; *k* Knochen des knöchernen Bogenganges; *ks* Knochenbälkchen der Spongiosa; *l* Ligamentum canaliculi; *m* Membrana propria des häutigen Bogenganges; *n* Knochenmark; *p* Periost; *pr* perilymphatischer Raum des knöchernen Bogenganges. V. 46. (v. E.)

Endothels, umhüllt. Die Basalmembran zeigt beim Menschen blasen- oder warzenartige Auftreibungen.

Das Plattenepithel besteht aus endothelartig flachen Zellen mit rundlichen oder polymorphen Kernen und einem Diplosom, aus dessen oberflächlichem Körnchen eine kurze Geißel hervorragt. Es geht an der Raphe der konkaven Seite in ein höheres, fast kubisches Epithel über (vgl. Fig. 147).

Die Ampullen sind bauchige Erweiterungen am Anfang der Bogengänge, mit Dach und Boden. Dieser zeigt eine querstehende Einstülpung, der im Inneren eine vorspringende Leiste, die Crista ampullae, entspricht. An den Seitenwänden endet sie mit halbkreisförmigen Flächen, dem Planum semilunatum.

Die Crista wird vom Nervenepithel überzogen, während das Planum semilunatum von hohen Zylinderzellen bedeckt wird, die eher eine sekretorische Funktion zu besitzen scheinen. Markhaltige Nervenfasern, die aus den bipolaren Ganglienzellen des N. vestibuli stammen, treten in die hier verdickte Wand des Bogenganges und durchbohren die ebenfalls verdickte Basalmembran, um beim Eintritt ins Epithel marklos zu werden.

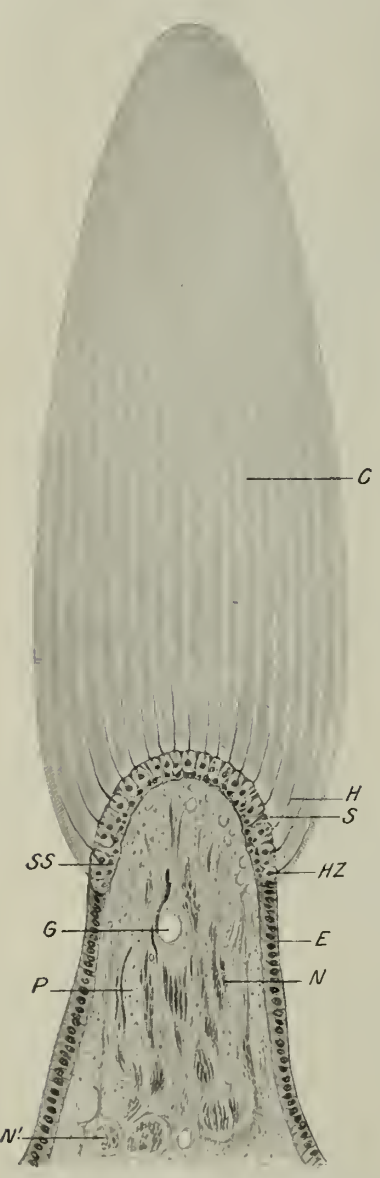


Fig. 588. Crista ampullae vom neugeborenen Kinde am Querschnitt. Fixiert mittels Durchspülung. *C* Cupula; *E* indifferentes Epithel am Abhang der Crista; *G* Blutgefäß; *H* Haar einer Sinneszelle *HZ* im Kanal der Cupula; *N* markhaltige Nerven längs, *N'* quer getroffen; *P* gallertiges Bindegewebe; *S* Spaltraum zwischen Sinnesepithel und Cupula. V. 80. (Nach einem Präparate von Prof. W. Kolmer.)

Das Epithel macht den Eindruck eines geschichteten Zylinderepithels, besitzt aber einen ganz eigentümlichen Bau. Es besteht aus zweierlei Zellen: den Faden- oder Stützzellen und den Haar- oder Sinneszellen (Fig. 588).

Erstere, welche mit dem eigentlichen Nervenleitungsvorgang gar nichts zu tnn haben, wie auch ihr allmählicher Übergang in die umgebenden Plattenzellen erkennen läßt, gehen durch die ganze Dicke des Epithels und besitzen einen fadenförmigen Körper mit verbreitertem, oft gespaltenem Fuß, und ihre Kerne liegen in verschiedenen Höhen, reichen aber nicht über die Hälfte des Epithels empor.

Sie endigen an der freien Oberfläche mit einer kleinen, polygonalen Kopfplatte, die von einem Randreifen umsäumt wird. Von ihm entspringen mit dreieckigen Verbreiterungen Stützfasern, die aber nur in den oberen Teil der Zelle einstrahlen. Dieser Kopfteil enthält auch ein Diplosom.

Die Sinneszellen sind kurz und reichen von der Epitheloberfläche nur bis in die Hälfte des Epithels, um hier abgerundet aufzuhören. An ihrer Oberfläche tragen sie einen haarförmigen Fortsatz, der von einem geradlinigen, diametralen Streifen der kreisförmigen, an einer Stelle, die das Diplosom trägt, etwas eingebuchteten Kopfplatte entspringt und noch aus feineren Fäserchen besteht, in die das Haar bei Untersuchung in Osmiumsäure leicht zerfällt. Diese Zellen besitzen also wirklich eine zylindrische Gestalt; an den Rändern verschwinden sie ohne Übergang.

Die zutretenden Nervenfasern sind dicke und dünnere; sie verlieren vor dem Durchtritt durch die Basalmembran ihr Mark. Die dicken Fasern versorgen hauptsächlich die Mitte der Crista.

Die eintretenden marklosen Nervenfäserchen bilden ein Geflecht, aus dem Fäserchen an die Basis der Haarzellen herantreten und diese wie ein Becher umfassen. Nach neueren Untersuchungen (Kolmer) dringt dieses Telodendrium in die oberflächliche Protoplasmalage der Sinneszellen ein, so daß hier nicht ein einfacher Kontakt, sondern eine innige, unmittelbare Verbindung von Nerven-

ende und Sinneszelle vorliegt. Die dünneren Fasern endigen an und zwischen den seitlichen Sinneszellen mit Endretikularen.

Zwischen den Stützzellen findet sich eine eigentümliche Kittsubstanz von körniger Beschaffenheit; die Oberfläche wird gleichsam von einer kutikularen Decke in Form eines Schlußleistennetzes, welches die Kopfplatten der Stütz- und Sinneszellen zu einer Art Membrana limitans verbindet, bedeckt. Diese wird noch von einer eigentümlichen gallertartigen Masse, der Cupula terminalis, überlagert, in welche die 30—40 μ langen Haare hineinragen, vom Planum semilunatum her, wo sie stark geneigt zur Oberfläche streichen, sich allmählich senkrecht aufrichtend.

Man kann die Haare bei kleinen, durchsichtigen Fischchen, bei denen sie 50—200 μ an Länge erreichen, im lebenden Tiere sehen, während von der Cupula nichts wahrzunehmen ist. Diese ist nur am fixierten Objekt sichtbar, sitzt dann aber niemals den Epithelzellen unvermittelt auf, sondern läßt einen Spaltraum frei, so daß die Haare die Cupula zu tragen scheinen.

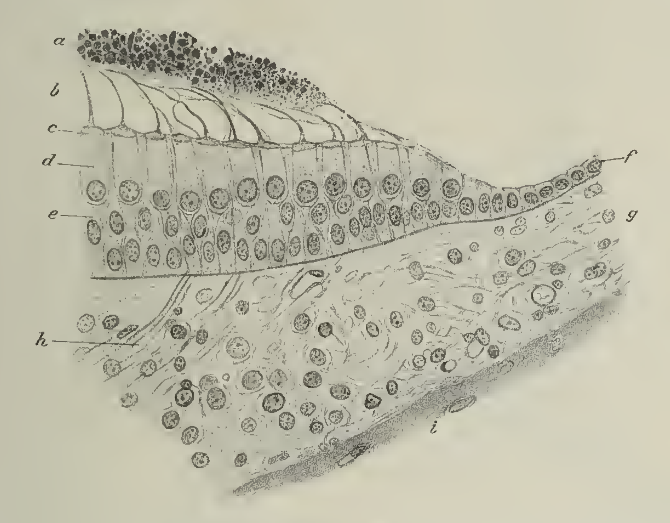


Fig. 589. Senkrechter Durchschnitt durch den Rand der Macula sacculi vom Meerschweinchen. Flemmings Gemisch. H. E. *a* Otholitenmembran mit dunkel gefärbtem organischen Rest der Otolithen; *b* Haare der Haarzellen in die Unterfläche der Membran umbiegend; *c* Cuticula des Nervenepithels; *d* Haarzellen; *e* Fadenzellen; *f* indifferente Epithelzellen; *g* gallertgewebiger Sockel der Macula; *h* markhaltige Nervenfasern; *i* Knochen. V. 325. (v. E.)

Die Cupula zeigt einen zur Oberfläche parallelen Schichtenbau, und in ihr sind Kanäle zur Aufnahme der Haare ausgespart; doch reichen diese nur in den unteren Teil der Kanäle hinein.

Das Grundgewebe der Crista ist ein spaltenloses Gallertgewebe, das reichlich Blutgefäße neben den zutretenden Nerven enthält.

Die Wandung der Säckchen zeigt denselben Bau wie die der Bogengänge. Sie ist am dünnsten im oberen Teile des Utriculus, am dicksten im Bereich der Maculae, wo auch die Basalmembran deutlich hervortritt. Das perilymphatische Gewebe enthält, besonders im Bereich des Utriculus, vereinzelte Pigmentzellen.

Die Maculae sind verdickte Stellen von flächenhafter Ausbreitung und von Nervenepithel bedeckt. Sie stehen senkrecht zueinander, und zwar steht die Macula sacculi, welche 3 mm lang und bis 1,6 mm breit ist und mehr die Form eines gekrümmten Löffels hat, in der Ebene des sagittalen (hinteren), die Macula utriculi, welche fast eben verläuft, (3 $\times$ 2 mm), in der des horizontalen (äußeren) Bogenganges.

Das Epithel ist ähnlich dem der Cristae gebaut, nur das Verhalten der Haarzellen ist wesentlich anders. Ihnen aufgelagert (Fig. 589), und zwar wieder durch einen Spaltraum getrennt, findet sich statt der Cupula eine gallertige, ebenfalls geschichtete Membran, welche zahlreiche Kriställchen von kohlensaurem Kalk enthält. Es sind Prismen mit aufgesetzten Pyramidenenden, welche eine organische Grundlage enthalten, die sich im entkalkten Zustande stark mit Hämatoxylin-Tonerde färbt.

Bei den Fischen findet man statt dieses feinen Gehörsandes oder der Otokonien einen großen, für jede Art charakteristisch gestalteten Gehörstein (Otolithen).

Die dem Epithel zugewendete Fläche der Otolithenmembran ist frei von Gehörsand und zeigt ein faseriges, geflechtartiges Aussehen. Dieses rührt davon her, daß die Hörhaare in der Membran rechtwinkelig umbiegen und horizontal verlaufen (Breuer).

Verschiebungen der durch die Otolithen beschwerten Membran müssen erregend auf die Hörhaare wirken.

Diese Sinnesepithelien sind, wohl infolge der Durchtränkung mit Endolymphe, sehr zarte, veränderliche Gebilde, die bei der Fixierung leicht blasige Verquellung oder durch Schrumpfung entstehende Zellzwischenräume zeigen. An gut fixierten Objekten füllen die Sinneszellen den Raum zwischen den Stützzellen fast vollkommen aus.

Die Schnecke.

Der wichtigste Teil des häutigen Labyrinthes ist der Ductus cochlearis oder der Schneckengang.

Er endigt an beiden Enden blind, doch steht der basale Blindsack, das Caecum vestibulare (Fig. 583, *h*), durch den Ductus reuniens mit dem Sacculus in offener Verbindung. Das apikale Ende, Caecum cupulare oder die Lagena, füllt den Endraum der knöchernen Schneckenspitze vollkommen aus. Er ist im knöchernen Schneckenkanal an der äußeren, konvexen Wand so befestigt, daß seine äußere Wand

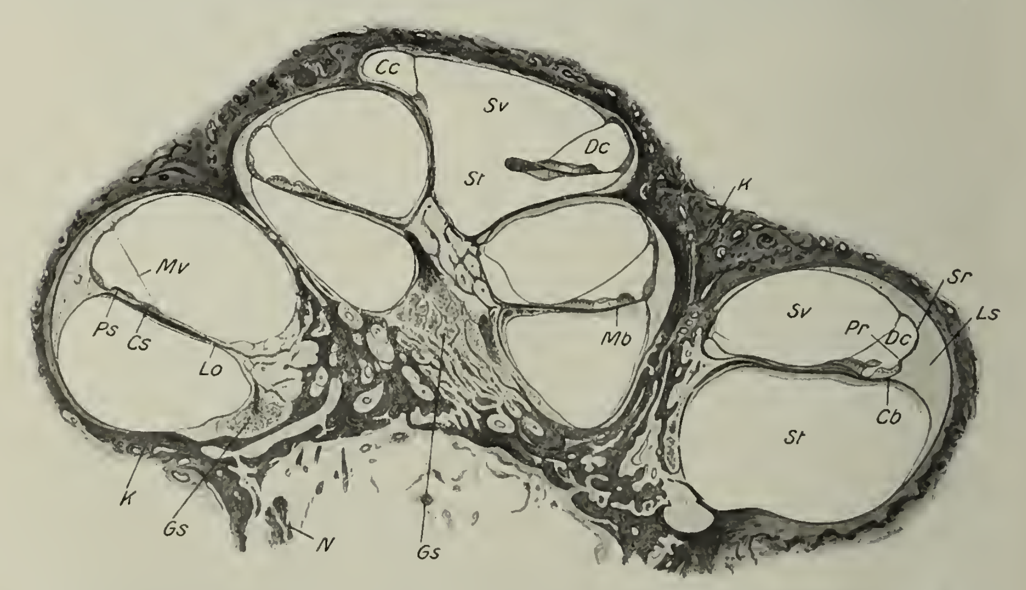


Fig. 590. Axialer Durchschnitt durch die Gehörschnecke eines Hingerichteten. *Cb* Crista basilaris; *Cc* Caecum cupulare; *Cs* Crista spiralis; *Dc* Ductus cochlearis; *Gs* Ganglion spirale; *K* knöcherne Schneckenwand; *Lo* Lamina spiralis ossea; *Ls* Ligamentum spirale; *Mb* Membrana basilaris; *Mv* Membrana vestibularis; *N* Nervus cochleae; *Pr* Prominentia spiralis; *Ps* Papilla spiralis; *Sr* Stria vascularis; *St* Scala tympani; *Sv* Scala vestibuli. V. 16. (Nach einem Präparate von Prof. W. Kolmer.)

am axialen Durchschnitt (Fig. 590) die Basis eines Dreieckes bildet, dessen Spitze gegen das freie Ende der Lamina spiralis ossea gerichtet und an ihr befestigt ist. Denkt man sich die Schnecke aufrecht gestellt, so liegt die untere Wand des Schneckenganges in der Verlängerung der Lamina spiralis, die äußere ist mit dem modifizierten Periost des knöchernen Schneckenganges verwachsen, während die obere von einer eigentümlichen, polsterartigen Verdickung, welche der Lamina spiralis ossea aufsitzt, unter einem Winkel von 45° nach oben und außen zieht. Oben und unten wird der Schneckengang von weiten, ebenfalls scheckenartig gewundenen, perilymphatischen

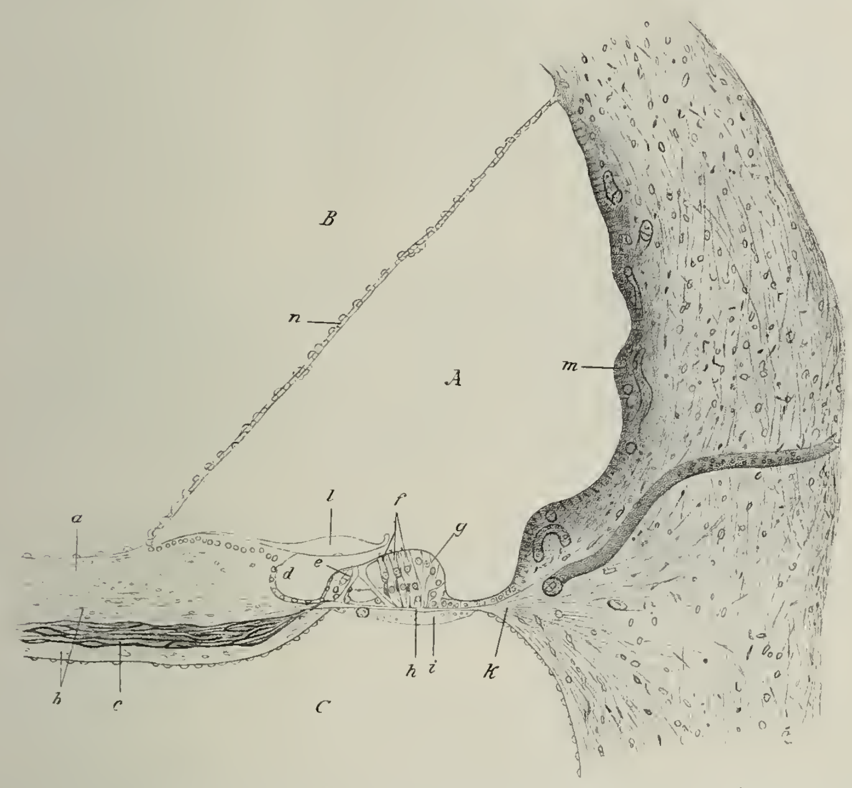


Fig. 591. Radiärschnitt durch den Anfangsteil der Basalwindung des Schneckenganges vom 25 jähr. Manne. Müllers Flüssigkeit. *A* Lichtung des Schneckenganges; *B* Scala vestibuli; *C* Scala tympani; *a* Limbus spiralis; *b* Lamina spiralis ossea; *c* Bündel des Schneckennerven; *d* Sulcus spiralis; *e* innere Haarzellen; *f* äußere Haarzellen; *g* Hensensche Zellen; *h* Lamina basilaris; *i* ihre tympanale Belegschicht; *k* Ligamentum spirale; *l* Membrana tectoria Cortii; *m* Stria vascularis mit Gefäßen; *n* Membrana vestibularis Reissneri. V. etwa 100. (G. Retzius.)

Räumen, der Scala vestibuli und Scala tympani, begleitet, welche, in ihrem ganzen Verlaufe durch den Schneckengang voneinander getrennt, in der Spitze der Schnecke durch das Helicotrema zusammenhängen. Während die Scala vestibuli frei in den Vorhof ausmündet, ist die Mündung der Scala tympani am runden Fenster durch die Membrana tympani secundaria abgeschlossen.

Nach dieser Lage bezeichnet man die Wandungen des Ductus cochlearis (Fig. 591) auch als tympanale (untere), vestibulare (obere) oder Membrana Reissneri und als äußere.

Die tympanale Wand zerfällt in einen inneren, näher zur Schneckenachse gelegenen Teil, die oben erwähnte Verdickung des Periosts der Lamina spiralis ossea,

welche als Limbus laminae spiralis oder Crista spiralis bezeichnet wird, und in einen dünnen, peripheren, rein häutigen Teil, die Membrana basilaris. Als Grenze zwischen beiden betrachtet man gewöhnlich die Durchtrittsstellen der marklos gewordenen Nervenfasern, die Reihe der Foramina nervina (Fig. 592).

Die Substanz der Crista spiralis ist eine eigentümliche, sehr dichtfaserige Bindesubstanz mit zahlreichen, spindelförmigen und ästigen Zellen, welche die oberflächlichste Schichte frei lassen.

Die Crista spiralis, welche beim Menschen sehr flach und lang, bei Tieren hoch und gedrungen erscheint, läuft nach außen in zwei Lippen aus, von denen die untere weiter nach außen reicht und sich in die Membrana basilaris fortsetzt. Die obere wird als Labium vestibulare oder Habenula sulcata bezeichnet, da ihr scharfer Rand, die Crista acustica, von oben gesehen, in schneidezahnartige Gebilde (Gehörzähne von Huschke [Fig. 592]) gespalten erscheint, welche gegen die Schneckenachse zu in ein unregelmäßiges, immer flacher werdendes Höcker- und Furchenwerk übergehen, das vor dem Ansatz der Reißnerschen Membran ganz verschwindet. Höcker und Furchen werden von einem flachen Epithel überkleidet.

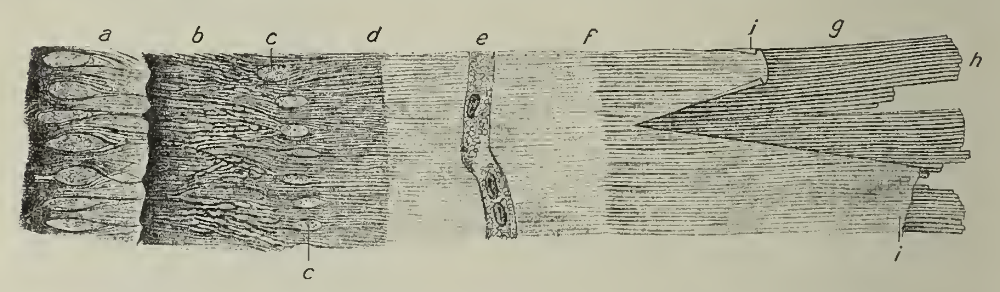


Fig. 592. Vestibulare Ansicht der Lamina basilaris der mittleren Schneckenwindung vom Eichhörnchen. Osmiumsäure, Isolationspräparat. Epitheliale Bedeckung ganz entfernt. *a* Gehörzähne am Labium vestibulare des Limbus spiralis; *b* innerer Teil des Sulcus spiralis mit durchschimmernden, markhaltigen Nerven; *b, d* Habenula perforata; *c* Foramina nervina mit den durchtretenden, marklos werdenden Fasern; *d* Labium tympanicum; *e* vas spirale; *c d f* Habenula tecta (Bereich der Pfeiler) mit feiner Faserung; *g* Saiten der Lam. basilaris, bei *h* abgerissen; *i* homogenes Häutchen (obere Grenzschicht) teilweise abgeschoben, gerissen und eingerollt. V. 530. (v. E.)

Die untere Lippe ist das Labium tympanicum oder die Habenula perforata; sie reicht so weit als die knöcherne Unterlage der Lamina spiralis, setzt sich jenseits der Nervenlöcher in die Membrana basilaris fort, welche den Nervenendapparat trägt und außen sich mit einer nach innen vorspingenden, starken Fasermasse, dem Ligamentum spirale, verbindet. Zwischen beiden Labien findet sich eine Furche oder Rinne, der Sulcus spiralis (internus), welcher von Epithel ausgekleidet wird.

Die vestibulare Wand oder Membrana Reissneri ist eine dünne, straff gespannte Haut, welche an Schnitten oft eingerissen erscheint und daher auch lange nicht erkannt wurde. Sie entspringt am inneren Rande des Labium vestibulare, bei Tieren oft von einer eigenen, kleinen Leiste, besteht aus faserigem Bindegewebe mit einzelnen Zellen, die bisweilen Pigment führen, dem innen ein flaches Epithel anliegt, und verbindet sich mit dem Periost der äußeren Wand.

Die äußere Wand ist bedeutend verdickt und bildet ein innig mit dem Periost verbundenes Bindegewebspolster, das Ligamentum spirale (Fig. 590). Es zeigt am radiären Durchschnitt eine dreiseitige Gestalt mit nach innen gekehrter Spitze, der Crista basilaris, an welche sich die Membrana basilaris ansetzt. Etwas darüber, in der Höhe des Labium vestibulare, ist ein zweiter, mehr abgerundeter Vorsprung, die Prominentia spiralis, welche meist ein größeres Gefäß, das Vas prominens, enthält.

Die Bucht zwischen Prominentia spiralis und Crista basilaris wird als Sulcus spiralis externus bezeichnet. Darüber folgt ein Streifen verdickten Epithels (Fig. 593), in welches Kapillaren eindringen, weshalb es als Stria vascularis bezeichnet wird. Es steht wohl mit der Absonderung der Endolymphe in Zusammenhang.

Am Ansatz der Membrana Reissneri findet sich bei Tieren abermals eine kleine Kante, die Crista Reissneri, die beim Menschen fehlt.

Der wichtigste Bestandteil des Ductus cochlearis ist das Epithel, welches vom Rand des Labium tympanicum den inneren und teilweise auch den äußeren Teil der Membrana basilaris bedeckt und die Endigung des Hörnerven enthält. Es erhebt sich hier zu beträchtlicher Höhe und bildet so das Organon spirale (Papilla spiralis) oder das Organ von Corti (Fig. 594), um nach außen in die kubischen Zellen von Claudius abzufallen, deren Fortsetzung die epitheliale Auskleidung des Sulcus spiralis externus bildet.

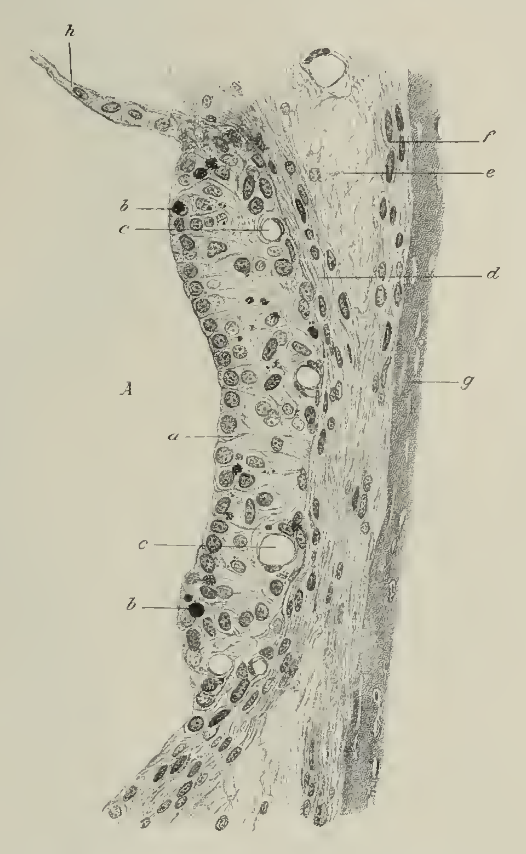


Fig. 593. Stria vascularis am radiären Durchschnitt durch die Spitzenwindung der Schnecke einer 32jähr. Frau. Flemmings Gemisch. H. E. *A* Lichtung des Schneckenganges; *a* Epithelzellen der Stria; *b* Pigment in ihnen; *c* Blutgefäße im Epithel; *d* zellenreiches Bindegewebe; *e* lockeres Gewebe; *f* Periost; *g* Knochen; *h* Reissners Haut. V. 325. (v. E.)

Das Epithel der Papilla spiralis läßt, wie das der anderen Nervenendstellen, Stütz- und Haarzellen unterscheiden, nur sind erstere sehr kompliziert gestaltet und gebaut, mit kutikularen Differenzierungen ausgestattet, letztere in Reihen sehr regelmäßig angeordnet. Aber auch hier reichen alle Stützzellen durch die ganze Dicke des Epithels, während die Hörzellen auf die obere Hälfte dieses beschränkt sind.

Die wichtigsten Stützelemente sind die sog. Pfeilerzellen, deren man je eine Reihe innerer und äußerer unterscheidet. Es sind schlanke, leicht S-förmig gekrümmte, stark umgewandelte Epithelzellen, die mit verbreiterten, weit auseinander gespreizten Füßen auf der Basilarmembran aufsitzen, während ihre oberen Enden, die Köpfe, sich gegeneinander stemmen. So schließen sie einen, am Durchschnitt dreieckigen, in seinem spiralen Anstieg an Breite und Höhe zunehmenden Raum, den Tunnelraum von Corti ein.

Die inneren Pfeiler (Fig. 595) sind kürzer und weniger stark geneigt als die äußeren und sitzen mit ihrer verbreiterten Fußplatte, knapp nach außen von den Foramina nervina, auf der M. basilaris auf. Ihr Kopf besitzt an der Außenseite eine gelenkpfannenartige Aushöhlung und wird von einer Platte überdacht, welche ein wenig nach innen — mit dem Innenschnabel — und weiter nach außen — mit der Kopfplatte — vorragt. Seiner ganzen Länge nach wird der Pfeiler von

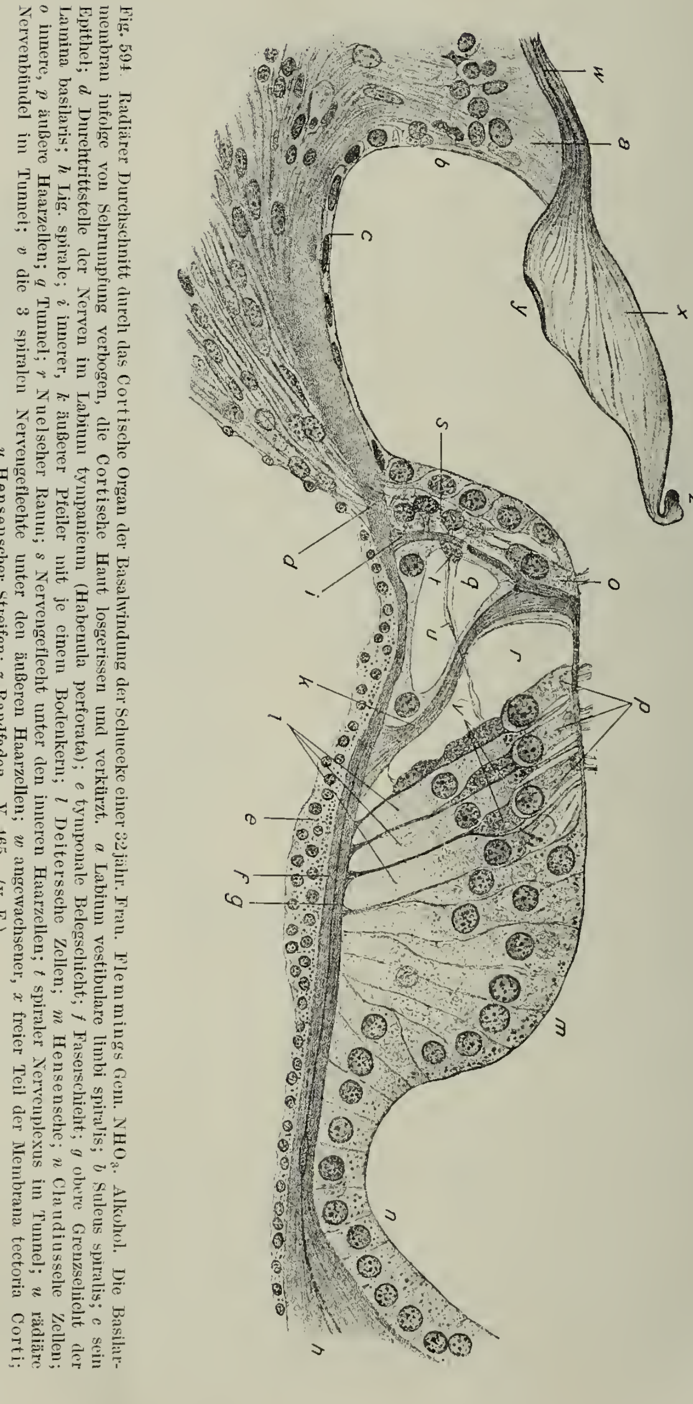


Fig. 594. Radiärer Durchschnitt durch das Cortische Organ der Basalwindung der Schnecke einer 32jähr. Frau. Flemmings Gem. NHO_3. Alkohol. Die Basilarmembran infolge von Schrumpfung verbogen, die Cortische Haut losgerissen und verkürzt. *a* Labium vestibulare limbi spiralis; *b* Sulcus spiralis; *c* sein Epithel; *d* Durchtrittsstelle der Nerven im Labium tympanicum (Habenula perforata); *e* tymponale Belegschicht; *f* Faserschicht; *g* obere Grenzschicht der Lamina basilaris; *h* Lig. spirale; *i* innerer, *k* äußerer Pfeiler mit je einem Bodenkern; *l* Deiterssche Zellen; *m* Hensensche; *n* Claudiussche Zellen; *o* innere, *p* äußere Haarzellen; *q* Tunnel; *r* Nuelscher Raum; *s* Nervengeflecht unter den inneren Haarzellen; *t* spiraler Nervenplexus im Tunnel; *u* rädiäre Nervenbündel im Tunnel; *v* die 3 spiralen Nervengeflechte unter den äußeren Haarzellen; *w* angewachsener, *x* freier Teil der Membrana tectoria Corti; *y* Hensenscher Streifen; *z* Randfaden. V. 465. (v. E.)

einem oben und unten auseinanderweichenden Bündel von Stützfasern durchzogen; im Fußteil umfassen sie einen kleinen, fast ebenso stark, wie die Stützfasern, färbbaren Stützkegel, im Kopfteil biegen sie teils in den Innenschnabel und — die meisten — in die Kopfplatte, welche nahe ihrem Rande ein Diplosom enthält, um hier an dem kutikularen Randreifen zu inserieren, teils weichen sie, unter Bildung einer kutikularen, durchlöcherten Platte aus Stützsubstanz, auseinander, um sich mit dreieckigen Verbreiterungen an der konkaven Außenfläche festzusetzen. Bei Nagetieren umschließen diese im Kopf auseinanderweichenden Stützfasern einen dichteren, nach außen konkaven Innenkörper.

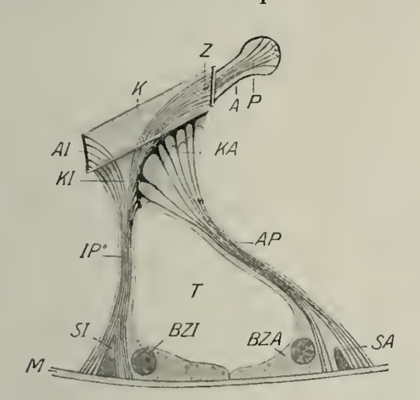


Fig. 595. Halbschematische Darstellung der Cortischen Pfeiler (teilweise nach Kolmer). *A* Ausschnitt zur Aufnahme der äußeren Hörzellen; *AI* Ausschnitt am Innenschnabel zur Aufnahme der inneren Hörzellen; *AP* Außenpfeiler; *BZA* kernhaltiger Protoplasmakörper des Außenpfeilers (äußere Bodenzelle): *BZI* Innere Bodenzelle; *IP* Innenpfeiler; *K* dessen Kopfplatte; *KA* Kopf des Außenpfeilers mit Kopfeinschluß; *KI* Kopf des Innenpfeilers; *M* Membrana basilaris; *P* Phalangenfortsatz des Außenpfeilers mit Schlußrahmen und Stützfibrillen; *SA* Stützkegel in der Fußplatte des Außenpfeilers; *SI* des Innenpfeilers; *T* Tunnelraum; *Z* Zentriolen.

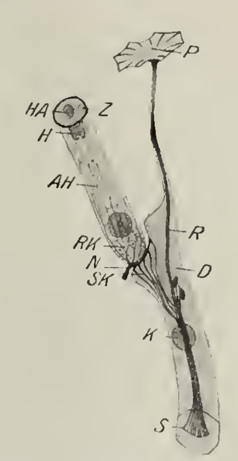


Fig. 596. Halbschematische Darstellung einer Deitersschen Stützzelle und einer äußeren Haarzelle der Basalwindung (teilweise nach Kolmer). *AH* äußere Hörzelle; *D* Deiterssche Stützzelle; *H* Hensenscher Körper; *HA* Hörhaare; *K* Kern; *N* zutretender Nerv; *P* Phalangenfortsatz; *R* Retziusscher Faden; *RK* Retziusscher Körper; *S* Stützkegel im Fibrillenmantel; *SK* Stützkeleh in der kopfartigen Ausladung; *Z* Diplosom.

An der Außenseite liegt dem Fuß eine stärkere, kernhaltige Protoplasmamasse, die Bodenzelle, an, deren Protoplasma den ganzen Pfeiler mit dünnster Schichte einhüllt und mit der gegenüberliegenden Bodenzelle des Außenpfeilers den Boden des Tunnelraumes überzieht.

Nach Retzius zählt man beim Menschen 5600 innere Pfeiler; ihre Länge beträgt in der Basalwindung 48 μ, in der Mittelwindung 68 μ und in der Spitzenwindung 70 μ.

Die äußeren Pfeiler sind länger (die entsprechenden Zahlen sind 62, 100, 103 μ), stärker geneigt (und zwar nimmt diese Neigung gegen die Spitzenwindung immer mehr zu) und weniger zahlreich (3800).

Ihre Köpfe schmiegen sich mit einer nach innen gerichteten Konvexität gelenkkopfartig in die Pfanne der Innenpfeiler, sind aber mit diesen durch Kittsubstanz fest und unbeweglich verbunden und gehen nach außen in einen dünnen Fortsatz, den Phalangenfortsatz, über.

Diese Fortsätze ragen unter der Kopfplatte der Innenpfeiler nach außen vor und verbreitern sich zu ruderartigen Platten, den Phalangen I. Reihe. Indem die Längsseiten dieser Ruderblätter eingezogen sind, entstehen durch ihre Aneinanderlagerung zwischen ihnen rundliche Lücken, durch welche die oberen Enden der Haarzellen durchgesteckt sind.

Die Körper werden wieder von einem Bündel zahlreicher Stützfasern (in halber Höhe des Pfeilers kann man bis zu 27 zählen) durchzogen, die im Fuß zur Umfassung eines Stützkegels auseinander weichen, während sie im Kopf mit dreieckigen Verbreiterungen, unter Bildung einer durchlöcherten, stark färbbaren Platte, inserieren und zum Teil noch, etwa 7 an der Zahl, in den Phalangenfortsatz hineinziehen.

Bei Nagetieren enthält der Kopf einen doppelten Innenkörper, welcher am radiären Durchschnitt bohnenförmig erscheint, am Frontalschnitt jedoch zwei mit ihren Basen einander zugewendete Kegelstümpfe bildet. Trifft man an Frontalschnitt mehrere nebeneinander liegende Außenpfeilerköpfe, so schließen sich diese Innenkörper zu zierlichen Sechsecken aneinander.

Eine ähnliche Substanz, wie sie die Stützfasern bilden, umrandet als kutikularer Saum (Randreifen) auch den Phalangenfortsatz.

An der Innenseite des Fußes liegt wieder eine Bodenzelle, deren Protoplasma den Körper umhüllt und, sowohl mit Osmiumsäure schwärzbare, als auch mit Eisenhämatoxilin färbbare Körnchen einschließt.

Körper und Kopf enthalten bei beiden Pfeilern ein gelbliches Pigment.

Nach außen von den Pfeilerzellen schließen sich 3, in den oberen Schneckenwindungen auch 4 und 5 dann aber nicht mehr regelmäßige, Reihen von Stützzellen, die sog. Deitersschen Zellen (Fig. 596) an, welche in den verschiedenen Höhen des Ductus cochlearis verschieden ausgebildet sind.

Sie sitzen mit ziemlich regelmäßigen, dicht aneinander schließenden, sechsseitigen Füßen außen von den Außenpfeilerfüßen der Basilarmembran auf, verschmälern sich etwas über der Mitte plötzlich zu einem dünnen Fortsatz, der aus der geraden Richtung abbiegt, schräg und spiral gegen die Schneckenspitze ansteigt und mit einer phalangenartigen Platte endigt. Die äußerste Reihe bildet mit ihren Kopfplatten einen nach außen ziemlich geradlinig abschließenden Schlußrahmen.

Auch die Deiterschen Zellen werden der ganzen Länge nach von einem Bündel von Stützfasern durchzogen, welches als Retziusscher Faden bezeichnet wird. Dieser ist in den Zellen der basalen Windungen besonders stark und deutlich färbbar. Er nimmt mit einem Fibrillenkegel aus der Mitte der Zellbasis seinen Ursprung, zieht als dicht geschlossenes Fibrillenbündel bis gegen die Mitte der Zelle, um sich hier zu spalten: ein Faserbündel weicht kelchartig auseinander in einer kopfartigen Ausladung der Zelle, auf welcher eine Haarzelle so aufruht, daß ihr abgerundetes, unteres Ende von dem Stützkelch umfaßt wird. Das andere Bündel zieht in spiraler Richtung in den Phalangenfortsatz, um an dem kutikularen Randreifen der Phalangenplatte, nach allen Seiten sich auseinander neigend, mit kleinsten, dreieckigee Verbreiterungen zu inserieren.

Noch im Verlaufe der basalen Windung werden diese Kelche, bzw. die Ausladungen, die man auch als untere Köpfe (Held) bezeichnet hat, weniger deutlich, und an ihre Stelle treten einfache Vorwölbungen (Stützpolster), in welche einige Stützfibrillen eintreten und denen das untere Ende einer Haarzelle anliegt.

In den oberen Windungen sind die Phalangenfortsätze stärker entwickelt, und die zu äußerst gelegenen bilden einen typischen Stütz- oder Tragbogen (Held).

Die Phalangen 2. und 3. Ordnung stehend alternierend und lassen zwischen sich rundliche Lücken für die oberen Enden der Haarzellen 2. und 3. Ordnung.

Die Phalangen sämtlicher Deitersschen Zellen sind durch Kittleisten untereinander zu einer durchlöcherten Membran, der Membrana reticularis (Fig. 597), verbunden. Die Löcher werden von den oberen Enden der Haarzellen eingenommen, welche einerseits hier, andererseits an ihrem unteren, abgerundeten Ende festgespannt, sonst frei sind.

Zwischen den fadenförmigen Fortsätzen der Deitersschen Zellen bleibt ein von Endolymphe erfüllter Raum frei, der besonders zwischen den Außenpfeilern und der ersten Reihe der Stützzellen sehr groß ist und mit dem Tunnelraum durch die Spalten

zwischen den Außenpfeilern zusammenhängt. Dieser, sonst allseitig geschlossene Raum wird als Nuelscher Raum bezeichnet.

An die Deitersschen Zellen schließen sich nach außen die hohen, sehr wasserreichen, daher schwer zu fixierenden Hensensschen Zellen (Fig. 594) an. Sie bilden 5—6 Reihen prismatischer Elemente mit unregelmäßig polygonalen, durch Kittleisten verbundenen oberen Enden. Der Kern liegt meist in der oberen Zellhälfte und dicht unter der Oberfläche ein Diplosom. Der durchsichtige Leib enthält kleine Fettkörnchen, bei Nagern (Meerschweinchen) große Fettropfen.

Nach außen hin nehmen sie an Höhe ab, um dann sehr rasch zu den kubischen, Claudiusschen Zellen abzufallen. Diese gehen in ähnlich gestaltete, aber mit körnigem Protoplasmaleib versehene über, welche den Sulcus spiralis externus auskleiden; auf diese folgen endlich Zellen, welche mit verzweigten Fortsätze tief ins Bindegewebe der Prominentia spiralis hineinreichen.

Die Haarzellen sind im Cortischen Organ, wie schon erwähnt, an beiden Enden gleichsam frei ausgespannt und allseitig der Endolymphe zugänglich. Sie stehen in parallelen, spiralig aufsteigenden Reihen, und zwar unterscheidet man eine Reihe innerer und 3—5 Reihen äußerer.

Die inneren Haarzellen besitzen einen elliptischen Querschnitt, die kurze Achse radiär gestellt, sind oben durch eine kutikulare Platte, mit stark verdicktem Randreifen abgeschlossen. Auf ihr steht eine, beim Menschen auch 2—3 Reihen von nach innen geneigten Härchen. Das obere Ende des wasserreichen, daher hinfälligen Körpers enthält am Rande der kutikularen Platte ein Zentriol. Das untere, abgerundete Ende enthält den runden Kern.

Fig. 597. Vestibulare Oberflächenansicht der Papilla spiralis mit dem Stützfasersystem, Hörhaaren, Zentriolen und Kittleisten (Membrana reticularis); halbschematisch (teilweise nach Retzius und Kolmer). AH^1—AH^4 äußere Hörzellen; *AS* Kopfplatten (Außenschnabel) der inneren Pfeiler; *C* Claudiussche Zellen; D^1—D^3 Phalangen der Deitersschen Zellen; *G* Grenzzellen; *H* Hensensche Zellen; *IH* innere Hörzellen; *IP* Innenphalangen; *IS* Innenschnabel der inneren Pfeiler; *K* durchschimmernde Pfeilerköpfe; *P* Phalangenfortsätze der äußeren Pfeiler; *PR* kutikularer Rand der Kopfplatten; *SR* Schlußrahmen.

Zwischen je zwei inneren Haarzellen schiebt sich eine schmale Zelle mit dreieckiger Kopfplatte (Innenphalange [Held] [Fig. 597]), deren Spitze mit dem Innenschnabel des Innenpfeilers zusammenstößt, ein. Nach innen zu werden die inneren Haarzellen von 1—3 Reihen schmaler Elemente (Grenzzellen [Held]) begrenzt, die in ihren Köpfen ebenfalls je ein Diplosom enthalten. Diese inneren Stützelemente sind auch sehr hinfällig, schwer gut zu fixieren; Stützfasern konnten in ihnen nicht nachgewiesen werden.

Die äußeren Haarzellen (Fig. 596) sind von zylindrischer Gestalt, also rundem Querschnitt. Ihre kutikulare Kopfplatte trägt die Härchen bei Tieren in einem stark gekrümmten Bogen mit nach außen gerichteter Konvexität. Beim Menschen sind diese Härchen besonders zahlreich und unregelmäßig über die Oberfläche verteilt. Das obere Zellende enthält einen Innenkörper (Hensenscher Körper), der vielleicht den Rest eines Trophospongiums darstellt; außerdem ein Diplosom.

Das untere Zellende umschließt den kugeligen Kern, unter dem ebenfalls eine verdichtete, mit gelblichen Pigmentkörnchen durchsetzte Masse, der Retziussche Körper, nachweisbar ist. Er soll mit einer feinsten, fibrillären Struktur des Zellkörpers zusammenhängen.

Die Papilla spiralis wird von einer Haut, einer kutikularen Ausscheidung des Epithels, welches beim Embryo den Limbus spiralis bedeckt und den Sulcus spiralis auskleidet, von der Membrana tectoria oder Cortii überdeckt.

Sie besteht aus einem fixierten Teile, welcher die Oberfläche des Limbus spiralis vom Abgang der Reißnerschen Haut bis zum freien Rande der Gehörzähne bedeckt, und aus einem freien Teile, welcher dort, wo er das Labium vestibulare verläßt, zu einer Dicke von 25 μ anschwillt, um mit zugeschärftem, durchbrochenem und in Spitzen ausgefranstem Rande, dem Randfadennetz, über den äußeren Hörzellen, ja bis auf die Hensenschen Zellen reichend, zu enden.

Sie besteht aus feinsten Fäserchen in einer schleimigen Zwischensubstanz; erstere kreuzen die radiäre Richtung unter 45° und verlaufen spiral gegen die Schneckenspitze.

Die vestibulare Fläche der Membran zeigt ein Netzwerk von Randfäden, das in das Randfadennetz übergeht; die tympanale, etwa in der Höhe der inneren Haarzellen, einen spiralen, verdickten und etwas ausgehöhlten Streifen, der im Flächenbilde als Hensenscher Streifen durchschimmert.

An Schnitten durch das ausgebildete Organ ist das freie Ende der Cortischen Haut meist umgeschlagen: beim Embryo hängt das Randfadennetz mit der Membrana reticularis zusammen.

Die Membrana basilaris, auf welcher das Organon spirale aufsitzt, läßt drei Schichten unterscheiden:

1. Die dem Ductus cochlearis zugewendete obere Grenzschicht, ein dünnes Häutchen, welches in den äußeren Teilen verschieden gestaltete Kerne enthält, gegen das Ligamentum spirale wie durchlöchert erscheint, unter dem Epithel des Sulcus spiralis externus noch eine Strecke weit verfolgt werden kann, um gegen die Prominentia spiralis zu verschwinden (Fig. 592).

2. Die Schicht der Basilarfasern. Diese zeigt im inneren Teil, welcher bis zu den Fußplatten der äußeren Pfeiler reicht und als Zona tecta bezeichnet wird, ein außerordentlich feinfaserig durchflochtenes Aussehen. Nach außen davon, in der Zona pectinata, treten in festem Zusammenhange 1—2 μ dicke, unverästelte, seitlich etwas zusammengedrückte Fasern auf, die am fixierten Präparat ein starres, glattes Aussehen besitzen und im Ligamentum spirale in dessen Fasern übergehen. Die Breite der Basilarmembran und damit die Länge dieser Saiten des Cortischen Organs, wie man die Fasern genannt hat, nimmt von unten nach oben zu. Sie beträgt in der Basalwindung für die Basilarmembran beim Menschen nach G. Retzius 210 μ, in der Mittelwindung 340 μ und in der Spitzenwindung 360 μ, während die entsprechenden Zahlen für die Gehörsaiten 135, 220 und 234 μ sind. Die Zahl der Gehörsaiten hat Retzius mit 24000 berechnet.

3. Die tympanale Belegschicht überzieht als 5—10 μ dicke, gefäßhaltige Schichte die der Skala tympani zugekehrte Fläche. Sie ist eine Fortsetzung des Periostes, welches die Scala tympani auskleidet und besteht aus einem feinfaserigen Bindegewebe mit spindelförmigen, spiral angeordneten Bindegewebszellen, die dünne, variköse Ausläufer besitzen. Unter dem Cortischen Bogen enthält die Schicht eine spiral verlaufende Vene, das Vas spirale.

Nerven und Gefäße.

Der Nervus acusticus teilt sich bereits bei seinem Eintritt in den Meatus auditorius internus in den Nervus vestibuli und in den N. cochleae. Esterer zerfällt in den Ramus utriculo-ampullaris und in den R. sacculo-ampullaris.

Der R. utricularis gibt, außer dem Hauptast zum Utriculus, Äste zur oberen und äußeren Ampulle, aber auch einen Verbindungsast zum Sacculus ab (Voit). Der R. saccularis entsendet seinen Hauptast an den Sacculus, ein Ästchen an die hintere Ampulle und außerdem einen Verbindungsast zum N. cochleae (Oort).

Der Hauptstamm ist aber der Schneckennerv, welcher mit selbständiger Wurzel in die Medulla oblongata eintritt.

Die Nervenfasern entspringen von bipolaren Ganglienzellen, welche das Ganglion spirale cochleae und das Ganglion vestibuli bilden; dieses läßt eine unscharfe Zweiteilung erkennen.

Die radiär vom Ganglion spirale zu den Foramina nervina ziehenden Bündelchen bilden ein dichtes Flechtwerk mit spitzwinkligen Maschen, aber auch spirale Züge kreuzen die radiären fast rechtwinklig.

Die Fasern verlieren an den Formina nervina ihr Mark, treten durch diese hindurch und zeigen innerhalb des Organon spirale einen sehr verwickelten Verlauf. Sie bilden einerseits spirale Züge (die am Achsenschnitt durch die Schnecke quer getroffen erscheinen [Fig. 594]) unter den inneren Haarzellen, an der Außenseite der inneren Pfeiler im Tunnel und je einen unter den äußeren Haarzellen; andererseits ziehen sie radiär durch den Tunnel, sowohl vom ersten als auch vom zweiten Spiralzug abzweigend, aber nicht direkt zu den Haarzellen, sondern sie verlaufen eine Strecke weit in den äußeren Spiralzügen, um dann erst im rechten Winkel abzubiegen und an eine Haarzelle zu treten.

Auch zu den inneren Haarzellen gelangen sie erst nach spiralem Verlauf und nach einer Biegung nach innen vom Innenpfeiler her.

Dieser indirekte Verlauf erklärt sich aus der Tatsache, daß die Telodendrien der Nerven mit den Haarzellen schon zu einer Zeit verbunden sind, wo beide noch geradlinig aufeinander stoßen. Ebenso, wie durch das spirale Wachstum die Fortsätze der Stützzellen in eine spiral ansteigende Ebene verzogen werden, ist dies mit den Nerven der Fall.

Es ist daher fraglich, ob die beim Embryo und beim jungen Tiere nachgewiesenen, bis zur Endigung radiär verlaufenden Nervenfasern (Orthoneuren mit Orthodendrien nach v. Ebner) auch beim Erwachsenen vorkommen; überwiegend handelt es sich hier wohl um Spironeuren und Orthoneuren mit Spirodendrien.

Ebenso ist die Frage nach der Art der Endigung eine umstrittene. Während die Mehrzahl der Autoren die Telodendrien kelchartig das untere Ende der Haarzellen umfassen und an diesen mit Endplättchen oder -knöpfen endigen läßt, wird von anderer Seite (Kolmer) ein direkter Zusammenhang der Neurofibrillen mit den im Protoplasma der Haarzellen nachgewiesenen Fibrillennetzen behauptet, ähnlich, wie dies schon bei den Sinneszellen der Cristae besprochen wurde (S. 500).

Unsicher ist auch das Vorkommen freier Endigungen zentrifugaler Fasern zwischen den Haarzellen.

Die Blutgefäße des Labyrinthes stammen aus der Arteria auditiva interna, welche mit dem Nervus acusticus eintritt und in die A. vestibuli und A. cochleae communis zerfällt. Letztere teilt sich weiter in die A. vestibulo-cochlearis und in die A. cochlearis propria.

Die A. vestibulo-cochlearis versorgt mit dichten Kapillarnetzen die Macula utriculi und die Crista ampullae sup. et ext., mit weiten Schlingen die Anfänge der Bogengänge, den oberen Teil des Utriculus und Sacculus.

Mit einem Zweige versorgt sie auch die hintere Ampulle, den unteren Teil des Utriculus, den größten Teil der Bogengänge, die Macula sacculi, den unteren Teil des Sacculus und die Gegend des Caecum vestibulare.

Der Schneckenzweig ist für die Basalwindung der Schnecke bestimmt und anastomosiert mit der A. cochleae propria, welche Mittel- und Spitzenwindung versorgt. Arterien und Venen zeigen in der Schnecke eine eigentümliche Verteilung. Die Arterien bilden über dem Ganglion spirale vielfache Windungen und Knickungen, bei Tieren förmliche Aufknäuelungen (Glomeruli), aus welchen u. a. auch Ästchen hervorgehen, welche in der Decke der Scala vestibuli bis in das Ligamentum spirale

verlaufen und besonders reichliche Kapillaren an die Stria vascularis abgeben, ohne mit den Gefäßen der Membrana basilaris, welche selten weiter als bis zum Vas spirale reichen, zu anastomosieren. So erscheint die Zona pectinata vollkommen gefäßlos.

Die Venen, welche sich in der Gegend der Prominentia spiralis sammeln, verlaufen an der Außenfläche der Scala tympani, von der Arterie des nächsten Schneckenganges durch Knochen getrennt.

Die Glomeruli der Tiere sind keine Wundernetze, sondern bedeuten nur, ebenso, wie die Windungen und Knickungen beim Menschen, eine Wegverlängerung zur Abschwächung der Undulation. Aus demselben Grunde verlaufen die Arterien entfernt von der Membrana basilaris. Die Reißnersche Haut und die Oberfläche des Limbus spiralis (Gehörzähne) sind ebenfalls gefäßlos.

Lymphgefäße fehlen im Ohrlabyrinth.

Mittleres und äußeres Ohr.

Die knöcherne Wandung der Pauken- oder Trommelhöhle wird von einem gefäßreichen Periost überzogen, mit dem die dünne, auskleidende Schleimhaut teils untrennbar, teils lockerer verbunden ist. Diese überzieht als dünne Schichte auch alle in der Trommelhöhle liegenden Gebilde, sowie die Innenfläche des Trommelfelles. Das Epithel ist ein einfaches Plattenepithel, wird aber kubisch bis zylindrisch am Boden der Trommelhöhle und am Eingang in die Ohrtrompete, wo es dann auch Flimmerhaare trägt. Drüsen fehlen in der Regel. Besonders im hinteren Abschnitt der Trommelhöhle finden sich manchmal verästelte, stellenweise spindelförmig verdickte, von Epithel überzogene Bindegewebsstränge frei ausgespannt, ähnlich, wie die Balken der Arachnoidea. Es handelt sich um weiterentwickelte Reste des embryonalen Gallertgewebes, welches beim Embryo die Höhle ausfüllt.

Die Ohrtrompete (Tuba Eustachii) wird in ihrem knöchernen Teil von einer Fortsetzung der Trommelhöhlenschleimhaut ausgekleidet; die Schleimhaut ist demnach dünn, in der Regel drüsenlos, wenig mit Lymphozyten durchsetzt, wird aber von einem zweireihigen, flimmernden Zylinderepithel bedeckt, in dem bereits einzelne Becherzellen auftreten.

Im knorpeligen Teil nimmt die Schleimhaut beträchtlich an Dicke zu und läßt besonders in der häutigen Seiten- und Unterwand eine, reichlich Fettgewebe enthaltende Submucosa erkennen. Das Epithel wird ein mehrreihiges, flimmerndes Zylinderepithel mit eingelagerten Becherzellen, und die reichlich von Lymphozyten durchsetzte Schleimhaut enthält Schleimdrüschen von gemischtem Typus.

Gegen das Ostium pharyngeum nimmt die Schleimhaut, besonders bei Kindern, den Charakter des adenoiden Gewebes mit Lymphknötchen an und bildet so die Tubentonsille (S. 305).

Der die mediale und obere Wand der Ohrtrompete umfassende Knorpel bietet ein ganz eigentümliches Aussehen und stellt beim Erwachsenen ein Gemisch von Hyalin-, elastischem und Bindegewebsknorpel dar (S. 150).

Das Trommelfell, welches das mittlere vom äußeren Ohr trennt, ist im wesentlichen eine sehnige, bis auf die, vorne oben gelegene Incisura Rivini straff gespannte Membran. Sie ist ringsum, mit Ausnahme der genannten Stelle, in einer Art Falz des Paukenringes mittels einer Periostverdickung, dem sog. Anulus fibro-cartilagineus, befestigt; dieser besteht beim Menschen nur aus fibrösem Gewebe mit reichlichen elastischen Fasern.

Diese, als Membrana propria bezeichnete, fibröse Grundlage des Trommelfells besteht aus einer äußeren und inneren Schichte. Erstere bilden vornehmlich radiär, auf den nach innen eingezogenen Umbo als Mittelpunkt zulaufende, sehnige Bündelchen (Fibrae rectae [Moldenhauer]), welche unter sich im Faseraustausch stehen und typische

Sehnenzellen in ihren Spalten einschließen. Am Rivinischen Ausschnitt fehlen diese radiären Bündel.

Die innere Schichte besteht aus konzentrisch um den Mittelpunkt angeordneten, in der Peripherie am stärksten entwickelten und auch den Ausschnitt überbrückenden Sehnenbündeln (Fibrae arcuatae), die sich gegen den Umbo, ohne ihn zu erreichen, verlieren. Elastische Fasern fehlen der M. propria fast ganz.

Letztere wird außen von der Epidermis des äußeren Gehörganges als Dermoidschichte überzogen. Im Bereiche des Hammerstieles ist auch eine kutane und eine lockere subkutane Lage vorhanden, welche den sog. Cutisstrang bilden, der die Gefäße und Nerven hauptsächlich der Hautschicht des Trommelfelles zuführt.

Innen wird die M. propria von einer dünnsten Lage der Schleimhaut der Trommelhöhle überzogen, deren platte Epithelzellen am Rande in kubische, flimmernde übergehen.

Die den Rivinischen Ausschnitt deckende Shrapnellsche Membran (M. flaccida) besteht aus einer dünnen und lockeren Propria, die ebenfalls von der Haut und von der Schleimhautschicht überzogen wird.

Der äußere Gehörgang wird von einer etwas abgeänderten Fortsetzung der äußeren Haut ausgekleidet. Ihr geschichtetes Pflasterepithel sitzt einer papillenlosen Unterlage auf, das Stratum corneum ist stark aufgelockert. Im knorpeligen Teil finden sich feinere Härchen (Tragi) mit auffallend großen Talgdrüsen, die nach innenzu an Größe abnehmen; daneben reichlich große Schweißdrüsen, die unzutreffend als Ohrenschmalzdrüsen (Glandulae ceruminales) bezeichnet werden, da das Ohrenschmalz (Cerumen) von den Talgdrüsen geliefert wird. Ihre Drüsenzellen enthalten Pigmentkörnchen und sind durch einen deutlichen Kutikularsaum ausgezeichnet. Sie münden teils in die Haarbälge, teils selbständig an der Hautoberfläche. Die knorpelige Wand des äußeren Gehörganges besteht aus elastischem Knorpel.

Auch die Ohrmuschel wird von einem solchen gestützt. Das Ohrläppchen ist frei von Knorpel, dagegen sehr reich an Fettgewebe, welches in der übrigen Haut, besonders an der konkaven Fläche, die dem Knorpel viel fester anhaftet, sehr spärlich ist oder fehlt. An der Innenfläche des Tragus finden sich, besonders bei älteren Männern, stärkere Haare (Hirci), sonst nur feine, mit auffallend großen Talgdrüsen.

Die Gefäße und Nerven verhalten sich im äußeren Ohr ähnlich wie in der Haut.

Das Trommelfell wird von einem, längs des Hammergriffes im Cutisstrang absteigenden Arterienästchen versorgt, das am Umbo in radiär angeordnete Endäste zerfällt, die sich in der Dermoidschicht in ein dichtes Kapillarnetz auflösen. Dieses findet seinen Abfluß teils durch Venengeflechte am Trommelfellrande, teils durch mit der Arterie verlaufende Venen. Auch die Schleimhautschichte enthält ein dichtes Kapillarnetz, das mit den Gefäßen der Paukenhöhle zusammenhängt. Beide Netze stehen vielfach in Verbindung.

Das Trommelfell enthält nur Lymphkapillaren, die aber in den verschiedenen Schichten Netze bilden.

Feinste Nervenplexus begleiten teils die Gefäße, teils breiten sie sich in der Dermoid- und Schleimhautschichte aus.

Das Riechorgan.

Das Riechorgan beschränkt sich beim Menschen in der Regel auf die oberste Nasenmuschel und den ihr gegenüberliegenden Teil der Nasenscheidewand. Gelegentlich geht das Riechepithel auch noch auf Teile der mittleren Muschel über (Fig. 598). Die Schleimhaut ist hier durch eine gelbliche bis gelbbraune Farbe ausgezeichnet.

Das Riechorgan ist samt dem zugehörigen Gehirnteil beim Menschen, bei den Anthropoiden und bei einigen Seesäugetieren rudimentär im Vergleich mit den meisten anderen Säugetieren. Erstere hat man als mikrosmatische (anosmatische), letztere als makrosmatische bezeichnet.

Bei diesen ist die perzipierende Schleimhautoberfläche durch reichliche Windungen und Faltungen, deren Gesamtheit das Riechlabyrinth bildet, außerordentlich vergrößert.

Das Epithel, welches diese Schleimhaut überzieht, unterscheidet sich als Riechepithel deutlich von dem des respiratorischen Teiles. Es ist wesentlich höher und besteht aus zweierlei, vollkommen verschiedenen Zellen, von denen die einen, die Riechzellen, ihrer Natur nach, periphere Ganglienzellen von besonderer Form sind (S. 239).



Fig. 598. Riechschleimhaut von der medialen Fläche der mittleren Nasenmuschel am Durchschnitt. Hingerichteter. Müllers Flüssigkeit. Häm. Eos. *A* Arterie; *B* Schicht der Bowmanschen Drüsen; *E* Riechepithel; *M* Mündung einer Drüse; *O* Olfaktoriusbündel; *V* Venen. V. 70.

Sie besitzen einen rundlichen Körper, der gegen die freie Oberfläche einen schmalen Fortsatz entsendet, der an der Spitze ein kurzes Stäbchen (Riechhärchen) trägt. Basalwärts geht der Körper in einen Neuriten über (Fig. 599), welcher die untere Grenze des Epithels überschreitet und als Bestandteil des Riechnerven in den Tractus olfactorius eintritt. Sie endigen im Bulbus olfactorius, an dessen Oberfläche, mit einem reich verzweigten Telodendrium, das mit einem ähnlichen von Ganglienzellen, die im Inneren des Bulbus liegen, den Mitralzellen, kugelige Körper bildet, die Glomeruli olfactorii (vgl. Fig. 306). An gewöhnlich behandelten Schnitten zeigen diese Riechknäuel eine körnige Grundsubstanz.

Die Riechzellen gehen also durch die ganze Dicke des Epithels hindurch, doch liegen ihre kugelig verdickten Körper, welche die runden, mit deutlichem Kern-

körperchen verschenen Kerne einschließen, in verschiedener Höhe, so daß sie ein mehrschichtiges Epithel vortäuschen.

Zwischen den Riechzellen finden sich Stützzellen von mehr zylindrischer Form, welche in ihrem unteren Abschnitt reichlich halbkugelige Buchten, Eindrücke durch die Körper der Riechzellen, aufweisen und dadurch verschmälert erscheinen.

Ihre länglich ovalen Kerne liegen oberflächlicher als die runden der Riechzellen und bilden die oberste Kernreihe (Fig. 600). In der tiefsten Schichte des Epithels finden sich noch niedrige Basalzellen, die teilweise durch seitliche Ausläufer zusammenhängen, so daß es sich in der Hauptsache um ein zweireihiges Zylinderepithel handelt, in welchem die eigentümlichen, peripheren Ganglienzellen liegen.

Die freien Enden der Stützzellen sind durch Schlußleisten verbunden und bilden einen verdichteten Saum, aus dem die starren, kurzen Riechhärchen hervorragen; es



Fig. 599. Riechschleimhaut einer zwei Tage alten Katze nach Golgi imprägniert, senkrechter Durchschnitt. *a* untere, *b* obere Grenze des Epithels; *c* Riechzellen nach unten in *g* Olfaktoriusfasern übergehend; *d d* Epithelzellen; *e* Ausführungsgang einer Bowmanschen Drüse *f*, deren mit Sekret erfüllter Hohlraum ebenfalls imprägniert ist. V. 325. (v. E.)

scheint sich weniger um einen Kutikularsaum, als um austretende, tröpfchenartige Bildungen, zum Teil schleimartiger Natur, zu handeln.

Im frischen Zustande enthält das Epithel ein diffuses, teilweise auch körniges, gelbliches Pigment, wodurch es von dem graurötlichen Ton der respiratorischen Schleimhaut absticht. Eine Basalmembran, die im respiratorischen Teil so deutlich ist, fehlt hier.

Die lockere Tunica propria enthält nur spärliche elastische Fäserchen und neben den Plexus des Olfactorius noch eigentümliche Drüsen, Glandulae olfactoriae oder Bowmansche Drüsen, die ebenfalls eine gelbliche Farbe besitzen. Es sind verästelte Schläuche mit stellenweise weiten Lichtungen, deren Ausführungsgänge, oft von platten Epithelzellen ausgekleidet, sich in das Epithel hinein, als endoepitheliale Schläuche fortsetzen.

Die Drüsenzellen sind mit gelben Körnchen erfüllt und sondern ein dünnflüssiges Sekret ab, das aber von anderen serösen Sekreten verschieden ist, auch schleimige

Bestandteile beigemischt enthält und eine große funktionelle Bedeutung zu besitzen scheint (Reinigung des Riechepithels).

Auch Leukozyten enthält die Propria, die manchmal Pigmentkörnchen einschließen und auch innerhalb des Epithels auf der Durchwanderung betroffen werden. Ein Kapillarnetz zieht bis dicht ans Epithel heran.

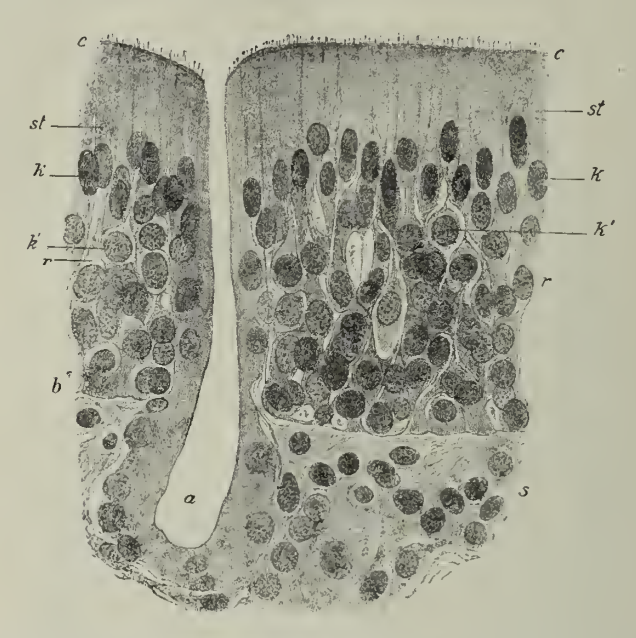


Fig. 600. Riechepithel und Mündung einer Bowmanschen Drüse vom Hingerichteten. Müllers Flüssigkeit *a* Ausführungsgang von besonderen Zellen ausgekleidet; *b* Basalzellen; *c* Kutikula und Riechhärchen; *k* Kern; der Stützzellen; *k'* der Riechzellen; *r* Riechzellen; *s* Propria mit Olfaktoriusfäserchen und Bindegewebszellene *st* Stützzellen. V. 465. (v. E.)

Bei den makrosmatischen Tieren findet sich dieses Epithel auch am Septum, nahe dem Nasenboden; dann noch weit entfernt vom Olfactorius, vorne an der Nasenscheidewand, dicht über der Gaumenplatte, im Organon vomeronasale oder dem Jakobsonschen Organ, das auch einen Ast des N. olfactorius erhält. Beim Menschen findet es sich nur während der Embryonalzeit und bildet sich später zurück.

Vergleichendes Tierverzeichnis.

Wirbellose. Achsenzylinder, einfache 221. — Flimmerepithel 80. — Hautsinnesorgane 276. — Kutikularbildungen 81. — Nervenfasern, marklose 221. — Nervenfasern und -zellen, Zusammenhang 215. — Nerzenzellen, Netzstruktur 234. — Wimperzellen 80. — Zylinderepithel 77.

Protozoen. Chromosomenzahl 64.

Amoeba. Bewegung 39.

Würmer. Glatte Muskelfasern 188. — Haut 81. — Sinneszellen im Oberhautepithel 239.

Thysanozoon Brocchii. Eiteilung 65.

Trematoden. Glatte Muskelfasern 189.

Cestoden. Glatte Muskelfasern 189.

Ascaris megalocephala univalens. Chromosomenzahl 64.

Ascaris meg. bivalens. Befruchtung. Chromosomenzahl 64. — Eiteilung 65 u. f. — Spermium 426 u. f.

Anneliden. Blutgefäße in der Epidermis 86.

Oligochaeten. Desgl. 86.

Blutegel. Hautsinneszellen 239.

Arthropoden. Markhaltige Nervenfasern 221. — Muskelnetze im Darm und Genitaltrakt 193. — Panzer 81 u. f. — Quergestreifte Muskelfasern 191, 199. — Stütz- und Bindesubstanz 101.

Astacus fluviatilis. Motorische Nervenendigung 267. — Muskelfasern 191, 200. — Panzer 81 u. f.

Artemia salina, Chromosomenzahl 64.

Tardigraden. Nervenenden 266.

Insekten. Flugmuskeln und Beinmuskeln 195. — Quergestreifte Muskelfasern 191.

Epinephele. Flügelschuppen 29.

Corethra. Muskelfibrillen 197.

Käfer. Doyèrescher Hügel 266. — Flugmuskeln 198. — Nervenendigungen an den Muskeln 266. — Querstreifung der Muskelfasern 200.

Aphodius fimetarius. Musfelfasern. Scheibenzerfall 199.

Cetonia aurata. Muskelfasern 200.

Dytiscus (Dyticus) marg. Muskelfasern 196.

Hister quadrimaculatus. Muskelfasern 199.

Hydrous (Hydrophilus) piceus. Muskelfasern 195 u. f. — —, Säurescheiben 199.

Scarabäiden } Scheibenzerfall der
Silphiden } Muskelfasern 199.

Mollusken. Fehlen der quergestreiften Muskeln 191. — Glatte Muskelfasern 188. — Hautsinneszellen 239. — Periphere Ganglienzellen, Übergangsformen 239. — Zellig-blasige Bindesubstanz 133. — Zungenstütze 135.

Schnecken. Reibplatte 81. — Sinneszellen im Oberhautepithel 239. —, Zungenbulbus 191.

Helix pom. Chromosomenzahl 64.

Paludina. Radulastütze 135.

Buccinum undatum. Mundhöhlenepithel 82.

Murex trunculus. Radulastütze 135.

Muscheln. Schalen 81. — Schließmuskel 191.

Pinna. Schalenstruktur 82. — —, kristallinische 106.

Echinodermata. Seeigel. Chromosomenzahl 64.

Kephalopoden. Gallertgewebe im Schädel 111. — Knorpel 148. — Knorpelzellen, verästelte 140.

Amphioxus. Cölomspalte 128. — Hautepithel 77. — Marklose Nervenfasern 221.

Wirbeltiere. Gefäßentwicklung 293. — Muskelspindeln 268.

Anamnia. Hinterhornzellen von motorischem Typus 258. — Kutikularbildungen 81.

Ichthyopsiden. Blutkörperchen, elliptische 47 u. f. — Chordagallerte 134. — Gallertgewebe der Haut 110. — Knochenbildungen in der Haut 153. — Megakaryozyten, Fehlen der 47.

Zyklostomen. Chorda dorsalis 125. — Chordagallerte 134. — Marklose Nervenfasern 221. — Muskelfasern 211. — Weicher Knorpel 137. — —, Zähne 83.

Neunaugen. Arachnoidales Füllgewebe 133. — Chondroides Gewebe 136. — Ganglienzellen 225.

Ammocoetes Planeri. Blasiges Stützgewebe im Schädel 134. — Chorda dorsalis 124 u. f. — Chordagallerte 134. — Drüsen der Kiemenhöhle 88 u. f. — Elastica chordae ext., Entwicklung 128. — Harter Schädelknorpel 142. — Kapillaren der Pia 279. — Kiemenknorpel 136. — Muskelfasern 196. — Schwanzflossenstrahlen, Entwicklung 141 u. f. — Schilddrüse 314.

Petromyzon Planeri. Blutkörperchen 49, 54. — Hinterzellen im Rückenmark 225. — Kutikula der Haut 81. — Oberhautepithel 79. — Schildrüse 314.

P. fluviatilis. Chorda dorsalis 124. — Nervenfasern 221.

P. marinus. Becherförmige Stütze des Auges 133. — Nervenfasern 221. — Trophospongien der Ganglienzellen 231.

Myxine glutinosa. Chondroides Gewebe im Zungenbeinkiel 137. — Chorda dorsalis, Faserscheide 126. — Harter Schädelknorpel 142 u. f. — Hautdrüsen 88. — Körnige Erythrozyten 54. — Kutikula der Haut 81. — Muskelfaserende 192. — Oberhautepithel 79. — Schilddrüse 315.

Fische. Becherzellen in der Haut 86 u. f. — Cupula terminalis 501. — Elektrisches Organ 268. — Gallertgewebe im Schwanze von Embryonen 111. — Gefäße im Darmepithel 86. — Kerne der Nervenfasern 217. — Melanophoren in der Haut 117. — Nebenniere 323. — Otolithen 502. — Quergestreifte Muskelfasern im Darm 191. — Supraperikardialkörper 318. — Verbindung der Wirbelkörper 183.

Knorpelfische. Knorpel 132, 152.

Haie. Gallertgewebe 111.

Selachier. Cölomspalte 128. — Fehlen des chondroiden Gewebes 137. — Interrenalkörper 323. — Kristallinische Granula in Leukozyten 45. — Knorpel 147. — Knorpelanlage 141. — Knorpelzellen, verästelte 140. — —, Verteilung 140. — Suprarenalkörper 324.

Acanthias. Flossenstrahlen 83.

Pristiurus melanostomus. Nervenentwicklung 270.

Raja asterias. Rote Blutkörperchen 49, 53. — Spermium 427.

Rochen, Gallertgewebe 111.

Scymnus (Somniosus) borealis Hyalinknorpel 146.

Torpedo. Elektrisches Organ 269. — Zahl der Chromosomen 64.

T. ocellata. Blutkörperchen, rote 49, 54. — Nervenentwicklung 275. — Nervus opticus, Entwicklung 275.

Ganoiden. Fehlen des chondroiden Gewebes 137. — Knorpel 147. — Knorpelzellen. verästelte 140. — —, Verteilung 140. — Muskelfasern 211.

Acipenser sturio. Chorda dorsalis 125. — Spermium 427. — Stammmuskulatur, Entwicklung 212. — Zentralnervensystem, Entwicklung 271.

Knochenfische. Chondroides Gewebe 137. — Chorda, Elast. int. 125. — Chordagallerte, epidermoide Umwandlung 134. — Kiemenblättchen 137. — Knochen, zellenloser 153. — Knorpelzellen, Verteilung 140. — Schilddrüse 315. — Stanniussche Körperchen 324.

Lachs. Spinalganglienzellen 231.

Forelle. Angiolyse 62, 293. — Becherzellen der Oberhaut 87. — Zahl der Chromosomen 64.

Karpfen. Muskelfasern 196 u. f.

Malopterurus niloticus. Elektrisches Organ 268 u. f. — Ganglienzellen 225. — Nerventeilung 260.

Hecht. Zwischenwirbelbandapparat. Chorda, Elastica ext., Entwicklung 128.

Hippocampus. Körnige Erythrozyten 54. — Muskelfasern 196. — Muskel-Sehnenverbindung 204.

Gadus. Spinalganglienzellen 228.

Ophidium barbatum. Haut 83.

Trachypterus. Hautepithel 84.

Zoarces. Spermium 427.

Lophius piscatorius. Hinterzellen im Rückenmark 225.

Amphibien. Chondroides Stützgewebe 135. — Chromatophoren in der Haut 85. — Chromosomenzahl 64. — Darmepithel 80. — Dotterplättchen 439. — Gland. parathyroidea 316. — Gefäßentwicklung 293. — Hautdrüsen 88. — Kapillaren 279. — Kutikula der Haut 81. — Leukozyten, polymorphkernige 44. — Mitose 64. —

Nebenniere 323. — Oberhaut 85. — Pfitznersche Körner 64. — Rote Blutkörperchen 48, 55. — Sympatikuszellen 232.

Urodelen. Flimmerepithel in der Haut von Larven 81. — Giftdrüsen 188, 208. — Peritoneum parietale, Melanozyten 115.

Proteus anguineus. Leukozyten 43. — Rote Blutkörperchen 49. — Spindelzellen 56.

Siredon pisciformis (Axolotl). Muskelfasern 198. — Muskelfaserenden 192.

Amphiuma. Rote Blutkörperchen 49.

Molge (Triton) crist. Blutkörperchen, rote 52. — Kern- und Zellteilung in Epidermiszellen 63. — Klasmatozyten 46. — Mastzellen im Blut 42. — Peritoneum parietale 27 u. f. — Stammuskulatur, Entwicklung 210.

Triton marm., Spermium 427.

Salamandra atra. Hautdrüsen 89.

S. maculosa. Blutkörperchen, rote 49. — Kern- und Zellteilung in Epidermiszellen 62. — Leukozyten 40, 43. — Muskelfasern der Giftdrüsen 188. — Spindelzellen 56. — Zahl der Chromosomen 64.

Anura. Chondroides Stützgewebe 135. — Rückbildung von Muskelsubstanz 212.

Pelobates. Drüsen der Rachenschleimhaut 88.

Bombinator. Gallertgewebe 110.

Bufo variegata (Dogiel; wahrscheinlich B. variabilis), Riechschleimhaut 88.

Rana. Becherzellen der Darm- und Rachenschleimhaut 87. — Blutkörperchen, rote 48, 52. — Chromatophoren um Blutgefäße 115. — Chromosomenzahl 64. — Cysterna lymphatica 298. — Ganglienzellenleiste. Bedeutung 275. — Henlesche Scheide 224. — Herzmuskelfasern 204. — Hornhautepithel 71. — Hornhautzellen 489. — Kapillaren 279. — — der Hyaloidea 280. — Kernkörperchen der Erythrozyten 53. — Klasmatozyten 46. — Knochenlakunen 155. — Knochenmark, gelatinöses 133. — Knorpelanlage 141. — Knorpel des Oberschenkelkopfes 138 u. f., 146. — Kühnesche Büschel 266. — Lymphe 38 u. f. — Lympho- und Leukozyten 40, 44. — Mastzellen im Blut 42. — Mesenterium 70. — Motorische Nervenendigung 267. — Muskelfasern des Gastroknemius 201. — Muskelfasern, Vermehrung 211. — Muskeln der Harnblase 190. — Nervenendigung an der Sehne des M. sternoradialis 261. — Nervenfasern, markhaltige 215 u. f., 219. — Nervenplexus in der Hornhaut 259. — Nervus olfactorius 222. — Retinapigment, Phototropie 479. — Sesamknoten der Achillessehne 135 u. f. — Spindelzellen 56. — Tricepsfaszie 121. — Zähne der Larven 83. — Zellen des Ganglion Gasseri 226. — Zungenmuskeln 193.

Rana temporaria. Rückenmark, Entwicklung 277.

Amnioten. Cölomspalte 128. — Nervenentwicklung 271.

Sauropsiden. Blutkörperchen, elliptische 47. — Chondroides Stützgewebe 137. — Chordagallerte 134. — Fehlen der Megakaryozyten 47. — Wirbelverbindung 183. — Wirbelverknöcherung 180.

Reptilien. Chromatophoren in der Haut 85. — Hautplatten 83. — Knochenbildungen in der Haut 153. — Knorpelanlage 141. — Motorische Endplatte 264. — Wirbelkörper, Anlage 141. — Zungenepithel 87.

Schildkröten. Motorische Nervenendigung 267.

Testudo. Drüsen der Gaumenschleimhaut 88. — Spermium 427.

Thalassochelys. Rote Blutkörperchen 49, 53.

(Saurier.) Melanophoren im Peritoneum parietale 115. — Skleralknorpel 140.

Echsen. Melanozyten 115. — Motor. Nervenendplatte 267. — Nebenniere 323.

Chamaeleon. Spermium 427.

Schlangen. Nebenniere 323.

Ringelnatter. Rote Blutkörperchen 49.

Vögel. Auge, quergestreifte Muskelfasern im 191. — Bursa Fabricii 86. — Elastische Bänder des Fußes 124. — Elastische Fasern im Knochen 163. — Gelenkknorpel 141. — Knochen 164. — Knochenbildungen 153. — Knochenentwicklung 175. — Körnermagen 81. — Kristallinische Granula in Leukozyten 45. — Lage der Kerne in den Muskelfasern 193. — Leber 394. — Mechanische Sperrvor-

richtung an den Beugesehnen der Zehen 121. — Motorische Nervenendigung 267. — Muskeln, weiße und rote 194. — Nebenniere 323. — Retina 474. — Schleimdrüsen des Ösophagus 88. — Sehnen der Füße 181.

Hühnervögel. Gelenkknorpel 145, 153.

Huhn. Blut- und Gefäßentwicklung 57. — Blutkörperchen, rote 49. — Keimscheibe 71. — Muskelentwicklung 210. — Rückenmarkselemente, Entwickelung 272. — Spinalganglienzellen, Entwicklung 228. — Vorderhornzellen von sensiblem Typus 258.

Haushahn. Spermium 427.

Taube. Wachstum des Humerus 182.

Wasservögel. Gelenkknorpel 145. — Tastzellen 262. — Tonsilla oesophagea 305.

Rallus. Drüsen des Ösophagus 88.

Gans. Herbstsche Körperchen 264. — Optikusfasern 223. — Zungenknorpel 147.

Ente. Grandry-Merkelsche Körperchen 263. — Herbstsche Körperchen 264. — Nervenentwicklung 271.

Mycteria asiatica. Indischer Riesenstorch, Achillessehne 119. — Knochengewebe 163.

Sperling. Leukozyten 43. — Rote Blutkörperchen 49, 53.

Fink. Spermium 427.

Säugetiere. Blutkörperchen, rote 53. — Chondroides Stützgewebe 137. — Gelenkknorpel 145. — Gehörorgan, Nervenendstellen 497. — Glomus caroticum 325. — Glomeruli caudales 326. — Herzganglienzellen 232. — Hornbildungen 83. — Hypophyse 319. — Knochenbildungen 153. — Kutikularbildungen 81. — Laterale Schilddrüsenanlagen 318. — Linsenstern 486. — Mastzellen und Klasmatozyten 46. — Mechanische Sperrvorrichtung an den Zehen 121. — Megakaryozyten 47. — Motorische Endplatte 267 — Muskelsubstanz, Rückbildung 212. — Nebenniere 323 u. f. — Nervenfasern, Kerne 217. — Nervenfasern und Zellen, Zusammenhang 215. — Netzhaut, Gefäßversorgung 468. — Schilddrüse 315. — Spinalganglienzellen 225. — —, Entwicklung 228. — Stria vascularis 86. — Tastscheiben oder -zellen 261. — Halsthymus 312. — Wirbelkörper, Verbindung 183. — —, Verknöcherung 179 u. f. — Zellen des Plexus gangliformis vagi 227.

Beuteltiere. Thymus superficialis 312. — Zahnschmelz 354.

Insectivoren. Epithelkörperchen 317.

Talpa. Eimersche Organe 261. — Glandula retrolingualis 92. — Karotidenknötchen 326. — Lockeres Bindegewebe 113. — Plasmazellen 43. — Rüsselknochen 153. — Schwanzsehnen 137. — Sonderung der Hirnhäute 129. — Thymus superficialis 312.

Spitzmäuse. Epithelkörper 317. — Geschmacksknospen der Speiseröhre 368.

Crocidura leucodon; Leber 60.

Crossopus fodiens; ultimobranchiale Körper 318.

Igel. Gland. retrolingualis u. sublingualis 93. — Knochen im Zwerchfell 153. — Lungenalveolen 403. — Spinalganglienzellen 231.

Fledermäuse. Äußeres Ohr 137. — Gefäßendothel des Uterus 280. — Gland. retrolingualis u. sublingualis 93. — Lamellenkörperchen 265. — Lungenalveolen 403. — Ovarium, Markzellen 328. — Penisknochen 153.

Vespertilio murinus. Arterio-venöse Anastomosen 291. — Lamellenkörperchen 264. — Rückenmarksentwicklung 274.

Vesperugo noctula. Spermium 427.

Nagetiere. Äußeres Ohr 137. — Cortische Pfeiler 507 u. f. — Epithelkörper 317. — Follikelatresie 442. — Geschmacksknospen 366. — Gland. retrolingualis u. sublingualis 93. — Gland. submaxillaris 93. — Kronenzement 352. — Penisknochen 153. — Zahnschmelz 354.

Kaninchen. Blutentwicklung 57 u. f. — Blutkörperchen, rote 49. — Blutstäubchen 56. — Darmepithel 81. — Eileiterepithel 87, 444. — Epithelkörper 317. — Gallenkapillaren 394 u. f. — Ganglienzellen der Großhirnrinde 237. — Ganglienzellen, multipolare 235. — Hornhautplexus 258. — Klasmatozyten 46. — Leber 394. — Leukozytengranula 44. — Lymphgefäße des Mesenteriums 295. — Lymphknoten 301. — — des Caecums 304. — Mastzellen 45 u. f. — Milchflecken im Netz 61. — Muskeln, weiße und rote 194, 199. — Muskelspindel 269. — Nervenfasern, markhaltige 218. — Netz, Entwicklung 130. — Ohrknorpel 150. — Ovarium, Markzellen 328. — Pankreas 93. — Papilla foliata 367. — Perilymphatische Räume, Entstehung 130. — Peritonealüberzug 298. — Pleura costalis 298. — Polymorphkernige Leukozyten 44. — Stammuskulatur, Ent-

wicklung 209. — Thymusleukozyten 44. — Zungendrüsen, seröse 91. — Zungenschleimdrüsen 91, 97.

Scinrus. Lamina basilaris des Ductus cochlearis 504. — Mnskelfasern, Längsspaltung 213. — Sesamknoten 136.

Murmeltier. Fett 131.

Myoxns intermedius. Verschwinden der Epiphysenfuge 178.

Maus (weiße Abart). Augenentwicklnng 463 u. f. — Blasenepithel, Amitose 68. — Befruchtungsvorgang 68. — Chordagallerte 134. — Ganglienzellen des V. 230. — Hirnhäute, Entwicklung 129. — Hautepithel, Entwicklung 98. — Hoden, Zwischenzellen 327. — Knochen des Siebbeinlabyrinthes 153. — Leukozyten, polymorphkernige 44. — Lungenalveolen 403. — Lymphozyten 43. — Mastzellen 29, 45. — Mitralzellen 239. — Motorische Endplatte 267. — Muskelspindel 268. — Oberschenkel-Kondylus, Verknöcherung 177. — Ohrknorpel 137. — Riechzellen 239. — Rückenmarksganglien, Anlage 273. — Schwanzsehnen, Bau 119 u. f. — —, Doppelbrechung 106. — Schwanzwirbel, Entwicklung 184. — —, Verknöchernng 170. — Spermium 427. — Sternzellen der Leber 393.

Ratte (weiße Abart). Chordagallerte 134. — Chromosomen, Zahl 64. — Centrnm tendineum, Lymphgefäße 294. — Epithelkörper, akzessorische 317. — Fettgewebe, Entwicklung 133. — Hoden 422. — Leukozyten, polymorphkernige 44. — Mastzellen 29, 45. — Mesenterium 116. — Muskelfasern des Darms 189. — Papilla foliata 368. — Schwanzsehnen, Bau 119 u. f. — —, Doppelbrechung 106. — Spermatogenese 421 u. f. — Spermien, Entwicklung 423. — Subkutangewebe 112 u. f.

Meerschweinchen. Blutkörperchen, rote 49. — Centrum tendineum 297. — Gland. parotis 371. — Hensensche Zellen 509. — Knochenmark 61. — Leukozyten, polymorphkernige 44. — Macula sacculi 501. — Magensaftdrüse 378. — Mastzellen 45. — Milchflecken im Netz 61. — Ovarium, Markzellen 328. — Peritonealepithel 297. — Saftlücken 296. — Samenblasen, Sekret 432. — Spinalganglienzellen 226. — Spermium 427. — Ultimobranchiale Körper 318. — Vene des Mesenterinms 280.

Edentaten. Faultier. Blutkörperchen, rote 49.

Gürteltier. Hautknochen 153.

Raubtiere. Follikelatresie 442. — Gland. submaxillaris 93. — Penisknochen 153. — Zungenpapillen, Verhornung 365.

Hund. Blutkörperchen, rote 49. — Drüsennerven 270. — Epineurium 109. — Fundusdrüsen 378. — Ganglienzellen, Ammonshorn 236. — Gehörschnecke, elastische Fasern 163. — Gland. parotis 371. — Gland. submaxillaris 94. — Hypophyse 319. — Lymphknoten 301. — Ösophagusdrüsen 376. — Pleura costalis 298. — Säulenknorpel 175. — Spermatogenese 422. — Spinalganglienzellen 227. — Sympathikuszellen 231.

Eisbär. Leberläppchen 390.

Katze. Blutkörperchen, rote 49. — Corpus fibrosum penis 134. — Fettgewebe, Entwicklung 133. — Ganglienzellen vom Golgi-Typus II. 235. — — des Vagus 230. — Gland. parathyreoidea 317. — Gland. sublingualis 93. — Hornhautendothel 490. — Hypophyse 318 u. f. — Hypophyse, pars tuberalis 320. — Krallenzellen der Kleinhirnrinde 238. — Lamellenkörperchen im Mesenterium 263. — Leukozyten, basophil gekörnte 45. — Lymphknoten 301. — Lymphozyten 43. — Motorische Endplatte 267. — Muskelfasern, appositionelles Wachstum 211 n. f. — —, glatte des Darms 189. — —, Vermehrung 213. — Nervenendigung, endoepitheliale 259. — Perikardepithel 73. — Riechschleimhaut 515. — Schweißdrüsen der Pfote 332. — Sehnenspindel 260. — Tastscheiben der Zehenhaut 261. — Thymnslymphozyten 43. — Wirbelverknöcherung 170.

(Seesäugetiere.) Riechorgan 514.

Pinnipedia. Walroß. Blutkörperchen, rote 49.

Cetacea. Delphinus. Epidermispigment 84. — Fehlen des subkomissuralen Organs 322.

Huftiere. Kronenzement 352. — Purkinjesche Fäden 207.

Elefant. Blutkörperchen, rote 49.

Pferd. Blutkörperchen, rote 49. — Epiglottisknorpel 150. — Epithelkörper, Blutgefäßanordnung 317. — Gland. sublingualis 93. — Gland. submaxillaris 93. — Glatte Muskelfasern des Darmes 188 u. f. — Herzmuskelfasern 205. — Hornhantepithel 76. — Hypophyse 319. — Lunge 402. — Nebenniere 324. — Ova-

rium, Markzellen 328. — Semmers Körnerkugeln 45. — Spinalganglienzelle 229. — Trachealepithel 79. — Ureterepithel, Umbau 99. — Vesicula prostatica 432.
Dickhäuter. Herzknochen 153.
Schwein. Endkolben 266. — Epithelkörper, Fehlen der inneren 317. — Fett 131. — Gallertgewebe der Haut 111. — Gland. sublingualis 93. — Leberläppchen 390. — Nasenscheidewandknorpel 146. — Niere 406. — Ösophagnsdrüsen 376. — Rüsselknochen 153. — Spermatogenese 422. — Tastscheiben im Rüssel 261. — Tonsilla oesophagea 305. — Zahnbeinentwicklung 362.
Wiederkäner. Herzknochen 153. — Ligamenta flava 124. — Purkinjesche Fäden 292.
Tylopoden. Dromedar. Ultimobranchiale Körper 318.
Kamel. Blutkörperchen, rote 47, 49. — Knochen im Zwerchfell 153. — Leberläppchen 390.
Lama. Blutkörperchen, rote 47, 49. — Knochen im Zwerchfell 153.
Moschustier. Blutkörperchen, rote 49.
Reh. Kristalle im Eidotter 439. — Verknöchernng des Gehörns 180.
Hirsch. Verknöcherung des Geweihes 180.
Cavicornia. Hörner 83.
Rind. Blutlymphdrüsen 302. — Epiglottisknorpel 109, 151. — Epiphyse 322. — Fett 131. — Ganglienzellen, multipolare 233. — Gland. retrolingualis u. sublingualis 93. — Gland. submaxillaris 93. — Hörner 83. — Hypophyse 319. — Knochen 162. — Lymphknoten 123, 299 u. f. — Nackenband, Doppelbrechung 107. — —, Struktur 107. — Retikuläres Bindegewebe 123. — Sklera 122. — Stirnzapfen, Verknöcherung 180.
Stier. Cowpersche Drüsen 433. — Spermatogenese 422. — Spermium 427.
Ochs. Ganglienzellen des Rückenmarks 233 u. f. — Gliazellen 241. — Lederhaut 119. — Milznerven 221 u. f. — Muskelfaserende 192. — Nackenband 107. — Nasenscheidewandknorpel 147. — Nervenfasern, marklose 220. — —, variköse 219 u. f. — Pflasterepithel der Hornhaut 74.
Kalb. Endkolben der Bindehaut 266. — Hyalinknorpel 146. — Membrana fenestrata der Art. plantaris 109.
Schaf. Blasenepithel 76. — Blutlymphdrüsen 302. — Fett 131. — Gland. sublingualis 93. — Gland. submaxillaris 93. — Lymphknoten 299. — —, Entwicklung 302. — Muskelfasern, embryonale 211. — Purkinjesche Fäden 207. — Säulenknorpel 175. — Unterkieferanlage 168. — Zungenepithel 85.
Ziege. Blutkörperchen, rote 49. — Gland. retrolingualis u. sublingualis 93.
Gemse. Hörner 83.
Affen. Lymphknoten 301. — Penisknochen 153. — Zahnbeinscheiden 350.
Macacus rhesus. Langerhanssche Insel 322. — Omentum 117. — Tonsilla oesophagea 305.
Hamadryas. Eileiterepithel 444.
Pavian. Ganglion spinale 225.
Anthropoide. Riechorgan 514.

Sachverzeichnis.

Abbildungsvorgang 29 u. f.
Aberration, chromatische 16.
— sphärische 15.
Abraumzellen 242.
Absolutes Maximum 32.
Acervulus 322.
Accessoria 285.
Achsenzylinder 215.
— scheidenlose 222.
Acinus 88.
Adamantoblasten 359.
Additionsrichtung 106.
Adelomorphe Zellen 93, 378.
Adenoides Gewebe 122, 300.
— — diffuses 305.
Aderhaut 478.
Adrenalin 325.
Adventitia capillaris 280.
Äquatorialplatte 64.
Agminierte Follikel 384.
Akrosoma 425.
Albuginea der Corpora cavernosa 122, 418.
— des Hodens 418.
Albumoid 147.
Allantoisgang 456.
Allophoren 115.
Alveolarperiost 356.
Alveolen 402.
Alveolengangsystem 402.
Alveolus 89.
Amakrinen 473.
Ameloblasten 359.
Amitose 68.
Amnion 453.
Amöboide Bewegung 39.
Amphimixis 65.
Amphipleura pellucida 30.
Amphipyrenin 42.
Amphizyten 226.
Ampulle des Samenleiters 430.
Ampullen des Gehörorgans 498.
Analysator 104.
Anaphase 65.
Angiolyse 62, 293.
Angiolyten 294.
Animale Gewebe 70.
Anisotropie 103.
Ansatzlinien 157.
Anthrakotisches Pigment 404.
Anulus fibro-cartilagineus 512.
— fibrosus 186.
— tympanicus 168.
Apertur, numerische 17.
Aplastische Flächen 171.
Apokrine Drüsen 92.
Aponeurosen 121.
Apparato reticolare interno 78, 230.
Appendix epididymidis 435.
— testis (Morgagni) 435.
— vesiculosa (Morgagni) 445.
Apposition 170.
Arachnoidea 117, 256.
Arachnoidalzotten 256.
Arborisation terminale (Ranvier) 267.
Arbor vitae 250.
Arcus tarseus 493.
Area vasculosa 59.
Areae gastricae 377.
Areola mammae 462.
Argentophiles Bindegewebe 203.
Argyrophiles Bindegewebe 203.
Arimetabole Schicht 201.
Arrectores pilorum 330.
Arteria aorta 284 u. f.
— auditiva int. 511.
— brachialis 281.
— centralis retinae 281, 466, 490.
— cochleae communis 511.
— — propria 511.
— coronaria 285.
— digitalis volaris 282, 284.
— dorsalis penis 285.
— femoralis 281.
— hepatica 390.
Arteria hyaloidea 465.
— iliaca 284.
— lienalis 283, 285.
— mammaria int. 284.
— mesenterica 283, 285.
— radialis 281 u. f.
— renalis 283, 285, 406.
— supraorbitalis 281.
— umbilicalis 285.
— vertebralis 284.
— vestibuli 511.
— vestibulo-cochlearis 511.
Arteriae arciformes 406.
— bronchiales 405.
— ciliares 490.
— helicinae der Schwellkörper 285, 418, 434.
— interlobulares 406.
— palpebrales 495.
— pulmonales 405.
— thyreoideae 285.
Arterien, kleinere 281.
— mittelgroße 281 u. f.
— präkapillare 281.
— des Zentralnervensystems 284.
— von elastischem Typus 284.
— von muskulösem Typus 284.
Arteriolae rectae 407.
Arterio-venöse Anastomosen 285, 291.
Arthrosmegma 187.
Ary-epiglottische Falten 398.
Asbestfaserung 145.
Assoziationsfasern 255.
Astrozentrum 65.
Astrozyten 241.
Atmungsapparat 397.
Atresie des Eifollikels 441.
Atrioventrikularbündel 207.
Atrioventrikularklappen 292.
Auffallendes Licht 27.
Aufhellung 27.
Auflösungsvermögen 29.
Auge 462.

Auge. Entwicklung 462.
Augenblasen 463.
Augenblasenstiel 463.
Augenkammer, vordere 299.
Augenlider 492.
Augenspalte, fetale 463.
Augenwimpern 492.
Austrittspupille 33.
Auswachsungstheorie der Nerven 276.
Äußere Augenhaut 487.
Äußerer Gehörgang 513.
Äußeres Ohr 512.
Axolemm 220.
Axon 214.

Baillargerscher Streifen 255.
Balgdrüse 302 u. f.
Balghöhle 302.
Bartholinische Drüsen 458.
Basalfilamente 97.
Basalknötchen 80.
Basalmembran 86.
Basalplatte (Winkler) 453.
Basalreifen (M. Haidenhain) 411.
Basichromatin 62.
Bauchspeicheldrüse 387.
Baugewebe 101.
Becherzellen 79, 86.
Bechterewscher Streifen 254.
Beethaar 339.
Befruchtung 65.
Begrenzungsvermögen 29.
Beinhaut 165.
Beischilddrüsen 316.
Belegknochen 167, 173.
Belegzellen 94, 378.
Beleuchtung, schiefe 34.
Beleuchtungsapparat (Abbe) 13.
Bergmannsche Zellen 241.
Bertinische Säulen 406.
Beugungsspektren 31.
Bichatscher Wangenpfropf 130.
Biedermannscher Propf 377.
Bindegewebe 101.
— areoläres 116.
— athmosphärisches 113.
— Einteilung 110.
— elastisches 124.
— Entwicklung 124.
— fibröses 119.
— formloses 113.
Bindegewebe, geflechtartiges 118.
— gelbes 108.
— interstitielles 113.
— lamelläres 113.
— lockeres 113.
— membranöses 116.
— retikuläres 122.
— Untersuchung 113.
Bindegewebsfasern 101.
Bindegewebsfibrillen, Anisotropie 103.
— chemische Natur 102.
Bindegewebsknochen 167.
Bindegewebsknorpel 151.
Bindegewebsleim 102.
Bindehaut 492.
Bindesubstanzen 101.
— zellig-blasige 133.
Binnenzellen 247.
Bipolaren 473.
Blandinsche Drüse 368.
Blepharoblasten 80.
Blepharosomen 80.
Blessigsche Räume 476.
Blinder Fleck 468.
Blinzknorpel 494.
Blut 38.
— Entwicklung 56.
Blutgefäßdrüsen 88, 311.
Blutgefäße, Entwicklung 58, 293.
— Rückbildung 293.
Blutgefäße des Auges 490.
— des Augenlides 495.
— des äußeren Ohres 513.
— des Darmes 386.
— der Haut 345.
— der Hirnhäute 256.
— des Labyrinthes 511.
— der Leber 390.
— der Lunge 405.
— der Lymphknoten 302.
— des Magens 380.
— der Milchdrüse 462.
— der Milz 307.
— des Muskels 204.
— des Nagelbettes 345.
— der Nebenniere 325.
— der Niere 406.
— des Ovariums 443.
— der Schilddrüse 316.
— der Thymus 313.
— der Zähne 355.
— des Zentralnervensystems 257.
— — Entwicklung 278.
— der Zunge 369.
Blutgefäßsystem 279.
Blutinseln 57.
Blutkapillaren der Conjunctiva 295.
Blutkörperchen, farblose 38.
— rote 47.
— sternförmige Verschrumpfung 49.
Blutleiter des Gehirns 289.
Blutlymphdrüsen 302.
Blutplättchen 55.
Blutschatten 51.
Blutstäubchen 56.
Bodenplatte 274.
Bogenfasern 283.
Bogengänge 498.
Bowmansche Drüsen 515.
— Kapsel 409.
— Membran der Hornhaut 489.
Bowmansche Membran des Respirationsepithels 398.
— Scheiben 198.
Brechetsche Knochenvenen 289.
Bries 311.
Bronchialdrüsen 405.
Bronchien 401.
Bronchiolen 402 u. f.
Bronchuli respiratorii 403.
Brownsche Molekularbewegung 41.
Bruchsche Membran 478.
Brückenkern 251.
Brückenkleinhirnbahn 251.
Brückenknöpfchen 76, 331.
Brunnersche Drüsen 380.
Brustwarze 462.
Bulbus olfactorius 514.
Bürstenbesatz (Tornier) 81, 411.
Bürstensäume 81.

Caecum 385.
— cupulare 502.
— vestibulare 502.
Calices majores 406.
Calyx minor 406.
Canaliculi 152, 154.
Canalis Cloqueti 466.
— hyaloideus 466.
— Petiti 487.
— reuniens 498.
Capsula Glissoni 390.
Carotidenknötchen 325.
Caruncula lacrymalis 494.
Cavum tympani 496.
Cellulae 113.
— bicornes 255.

Cervix uteri 457.
Chemotaxis 47.
Chlorophan 471.
Chondrin 146.
Chondrinballen 142.
Chondriokonten 44.
Chondrogenese 141.
Chondroklasten 174.
Chondrolyse 174.
Chondroitin 147.
Chondroitinschwefelsäure 147.
Chondromukoid 147.
Chondrosin 147.
Chorda dors. 101, 124, 133, 183.
Chordaepithel 125.
Chordagallerte 134.
Chordaretikulum 134, 185.
Chordascheide 124.
Chordasegmente 185.
Chordastrang 185.
Chordazellen 134.
Chordoblasten 125.
Choriocapillaris 479.
Chorioidea 478.
Chorioidealspalte 463.
Chorio-deciduale Gefäße 454.
Chorionektoderm 451.
Chorion frondosum 451.
— laeve 451.
Chorionzotten 451.
Chromaffine Zellen 232.
Chromatinkörner 42.
Chromatinreduktion 66, 423,
Chromatoider Nebenkörper 433.
Chromatophoren 84, 115.
Chromiolen 40.
Chromomer 55.
Chromophane 471.
Chromophile Zellen 321.
Chromophobe Zellen 321.
Chromosomen 40, 64.
Chylusgefäß, zentrales 384.
Circulus iridis 491.
Circumanaldrüsen 385.
Clarkesche Säule 235, 245.
Claudiussche Zellen 509.
Claviculi von Gagliardi 162.
Clitoris 458.
Cohnheimsche Felder 195.
Colatorium 319.
Colliculus seminalis 432.
Colostrumkörperchen 45, 461.
Columnae Bertini 406.
Commissura alba 244.
— grisea 244.
Conarium 321.
Conjugatio mutua 257.
— simplex 257.
Conjunctiva 489, 494.
Coni vasculosi Halleri 427.
Conus elasticus 399.
Corium 118, 330.
— Pigment 330.
Cornea 488.
Corneal tubes 296.
Corona ciliaris 481.
— radiata 438.
Corpus albicans 441.
— candicans 441.
— cavernosum penis 434.
— — urethrae 417.
— ciliare 475.
— fibrosum penis 134.
Corpus Highmori 418.
— luteum 328, 439.
— — atreticum 442.
— mammae 459.
— spongiosum (Kobelt) 418.
— vitreum 477.
Corpuscula arenacea 256.
Corpusculi chalicophori 154.
Cortische Haut 510.
Cortisches Organ 505.
Cortische Pfeiler 505.
Cowpersche Drüsen 433.
Crista acustica 504.
— ampullae 499.
— basilaris 504.
— spiralis 504.
— Reissneri 505.
Crus ampullare 498.
— commune 498.
Cumulus ovigerus 438.
Cupula, im Geschmacksorgan 369.
— terminalis 501.
Cuticula dentis 355.
Cutis 329.
— Muskeln in ihr 330.
Cutisstrang 513.
Cysterna lymphatica 298.

Darm 380.
Darmsaftdrüsen 385.
Darmschleimdrüsen 384 u. f.
Darmzotten 381.
Decidua 448.
— capsularis 453.
— parietalis 449.
Deciduapfeiler 451.
Deciduazellen 449.
Deckglas, Einfluß 17.
Deckglastaster 18.
Deckplatte 274.
Definitionsvermögen 29.
Deiterssche Zellen 508,
Delomorphe Zellen 94, 378.
Dendrite 214.
Dendroklone Zellen 489.
Dentin 347 u. f.
Dentinkanälchen 348.
Derma 329.
Descemetsche Membran 488.
Dermoidschichte 513.
Desmosomen 75.
Deutoplasma 439.
Diaster 64.
Dickdarm 384.
— Zotten beim Embryo 384.
Diffraktionsapparat 33.
Diffraktionslinie 23.
Disdiaklasten 199.
Dispirem 65.
Diverticulum duodenale 396.
Doppelbrechung 103.
— des elastischen Gewebes 107 u. f.
— des kollagenen Gewebes 106.
— des Knochengewebes 160.
— des glatten Muskelgewebes 189.
— der quergestreiften Muskelfasern 198 u. f.
— der Nervenfasern 216.
Dorsalkern 245.
Dorsalmark 246.
Dottergang 457.
Dotterkern (Balbiani) 437.
Dotterplättchen 439.
Dottersack 457.
Doyèrescher Hügel 266.
Drüsen, acinöse 88.
— alveoläre 88.
— apokrine 92.
— Ausführungsgangsystem 95.
— ekkrine 91.
— endoepitheliale 88.
— endokrine 88, 311.
— Entwicklung 99 u. f.
— exoepitheliale 88.
— exokrine 88.
— gemischte 93.
— holokrine 92.
— merokrine 91.
— mukköse 93.
— mukoseröse 93.
— netzförmige 91.
— seröse 93.
— seromuköse 93.
— tubulöse 88.

Drüsen, tubulo-alveoläre 90.
Drüsennerven 270.
Ductuli aberrantes 435.
— efferentes 427.
— ejaculatorii 432.
Ductus Bartholini 373.
— choledochus 395.
— cochlearis 498.
— deferens 429.
— endolymphaticus 498.
— epididymidis 428 u. f.
— hepaticus 395.
— papillares 408, 412.
— Rivini 373.
— Santorini 387.
— Stenonis 372.
— thyreoglossus 314.
— utriculo-saccularis 498.
— Whartoni 373.
— Wirsungi 387.
Dünndarm 380.
Dunkelfeldbeleuchtung 36.
Duodenum, Atresie beim Embryo 99.
Dura mater 256.
Durchbohrende Fasern 162.
— Kanäle 162.

Eichel 434.
Eierstock 435.
Eihäute 448.
Eileiter 443.
Eimersche Organe 261.
Einfache Gewebe 69.
Einstrahlungszone 247.
Eiweißdrüsen 92 u. f.
Eizelle 435 u. f.
Elastica chordae 125.
— ext. (Henle) 283.
Elastische Substanz 108.
— — Entwicklung 127.
— — Färbung 109.
Elastischer Knorpel 149.
Elastizitätsellipsoid 107.
Eleïdin 83.
Elektrisches Organ 268 u. f.
Embryotrophe 451.
Emmissarien 490.
Encoche (Ranvier) 176, 183.
Endarterien 257, 307.
Endbüsche (Ruffini) 261.
Endknöpfchen des Spermiums 425.
Endknöpfe 239.
Endkolben (Krause) 266.
Endokard 291.
Endolymphe 497.
Endoneurium 224.
Endoneuralscheide 224.
Endost 166.
Endothel 70.
Entwicklungshalbmond 94.
Eosinkörper 252.
Ependym 86.
Ependymkeil 274.
Ependymzellen 240, 273.
Epichorioidea 115, 479.
Epidermicula 333.
Epidermis 329 u. f.
— Entwicklung 98.
Epiglottis 398 u. f.
Epikard 292.
Epineurium 224.
Epiphyse 321.
Epiphysenverknöcherung 177.
Episklerales Gefäßnetz 490.
— Gewebe 487.
Epithel, abweichende Formen 83.
— Metaplasie 99.
— Umbau 99.
— zylindrisches 77 u. f.
Epithelgewebe 70.
— Einteilung 72.
— Entwicklung 98.
Epithelkörper (Kohn) 316.
Epithelscheide (v. Brunn) 364.
Epithelstrang 341.
Epitrichialschichte 98.
Eponychium 343.
Epoophoron 442.
Erektiles Gewebe 418.
Ergastoplasma (Garnier) 97.
Ersatzhaar, Neubildung 341.
Erschöpfungshalbmond 94.
Erythroblasten, primitive 58.
— definitve 59.
Erythrozyten 47.
État mamelonné 378.

Färben 28.
Falx cerebri 256.
Fascia linguae 365.
Fascien 121.
Faserknorpel 151.
Faserzellen, kontraktile 188.
Fettgewebe 130.
— Entwicklung 132.
Fettkörper, thymischer 314.
Fettmark 166.
Fettzellen 130.
— seröse 133.
— Siegelringform 133.
— Wucheratrophie 133.
Fibrae rectae (Moldenhauer) 512.
Fibrillentwicklung 126.
Fibrillenfelderung 195.
Fibrillenscheide (A. Key und G. Retzius) 224.
Fibrinoid 454.
Fibroblasten 114.
Fibröses Gewebe 119.
Fissura calcarina 255.
Fissura med. ant. (ventralis) 242.
Fixieren 62.
Flimmerepithel 79.
Flügelzellen 75.
Follicularsystem 300.
Fontanascher Raum 490.
Foramen nutritium 174.
Foramina nervina 504.
Formatio reticularis 244.
Fossa navicularis 415.
— patellaris 478.
Fovea centralis 469, 475.
Foveola fundi 475.
Foveolae gastricae 378.
Frommannsche Querstreifen 220.
Fugenknorpel 178.
— Bedeutung 183.
Fulkrales Bindegewebe 203.
Fundusdrüsen 378.
Funiculus cuneatus (Burdach) 245.
— gracilis (Goll) 245.
Furchungsspindel 67.
Fuscin 84, 470.

Gabelfasern (Bonnet) 283.
Gallenblase 396.
Gallengänge 390.
Gallengangdrüsen 395.
Gallengangnetze 395.
Gallenkapillaren 394.
Gallertgewebe, embryonales 110.
— reifes 111.
Ganglienanlagen 271.
— des sympathischen Grenzstranges 274.
Ganglienzellen 214, 225.
— im Ammonshorn 237.
— der Clarkeschen Säule 235.
— von Deitersschem Typus 235.
— epitheliale 238.
— vom Golgi-Typus II 236.
— der Hörnerven 228.
— motorische 233.
— des N. olfactorius 238.

Ganglienzellen des N. sympathicus 231.
Ganglienzellenleiste 271.
Ganglion intercaroticum 325.
Ganoblasten 359.
Gartnerscher Gang 442.
Gaumenmandel 304, 373.
Gebärmutter 445.
Gehörampullen 498 u. f.
Gehörgang, äußerer 513.
Gehörorgan 496.
— Entwicklung 496 u. f.
— perilymphatische Räume 298.
Gehörsand 502.
Gehörschnecke 502.
Gehörzähne 504.
Gelber Fleck 470.
— Körper 439.
Geldrollenanordnung 49.
Gelenke, Entwicklung 186.
Gelenkknorpel 145.
Gelenknervenkörperchen 265.
Gelenkschmiere 187.
Gelenkzotten 187.
Generallamellen 158.
Genitalnervenkörperchen 265.
Genarrischer Streifen 255.
Geschlechtsapparat, männlicher 418.
— weiblicher 435.
Geschmacksfurchen 368.
Geschmacksgrübchen 367.
Geschmacksknospen 366.
Geschmacksorgan 369.
Geschmacksporus 367.
Gewebe 38, 101.
Gierke-Virchowsche Zellen 245.
Giraldèssches Organ 435.
Girlandenfasern (Bonnet) 283.
Gitterfasern 123, 393.
Glandula carotica 325.
— coccygea 326.
— lingualis ant. 368.
— parathymus 317.
— parathyreoidea 316.
— parotis 371.
— pinealis 321.
— pituitaria 319.
— sublingualis 373.
— submaxillaris 372.
— suprarenalis 323.
— thymus 311.
— thyreoidea 314.
Glandulae areolares 462.
— buccales 347.
Glandulae bulbo-urethrales 433.
— ceruminales 333, 513.
— duodenales 380.
— gastricae propriae 378.
— labiales 347.
— lenticulares 379.
— olfactoriae 515.
— palatinae 370.
— tarsales 493.
— vestibulares 458.
Glans penis 434.
Glanzstreifen 206.
Glasfäden 26.
Glasknorpel 149.
Glaskörper 477.
— Entwicklung 465.
Glaskörperbasis 477.
Glaskörperkern 477.
Gliahülle, oberflächliche 244.
Gliazellen 240.
Glioblasten 240.
Globuli ossei 175.
Glomeruli cerebellares 252.
— Malpighi 406.
— olfactorii 514.
Glomus coccygeum 326.
— intercaroticum 325.
Gluteïn 146.
Glykogen 393.
Golgi-Mazzonische Körperchen 265.
Golgische Trichter und Spiralen 218.
Graafscher Follikel 438.
Grandry-Merkelsche Körperchen 262.
Granula (Ehrlich) 42.
— aestuantia (Merk) 44.
Grenzscheiden (Knochengewebe) 156.
Großhirnrinde 252.
Grundlamellen 158.
Grundsubstanz, pro-, proto- und metachondrale 141.
Grundsubstanzgewebe 101.
Guanophoren 116.

Haarbalg 334.
Haarbalgdrüsen 333.
Haarbeet 339.
Haarbulbus 333 u. f.
Haare, Entwicklung 341.
— Epidermicula 336.
— Epithelstrang 341.
— Neubildung 342.
— Oberhäutchen 333.
Haare, Wachstum und Wechsel 338.
Haarkanal 342.
Haarkegel 342.
Haarkeim 341.
Haarkreise 337 u. f.
Haarmark 334.
Haarpapille 333.
Haarschaft 333.
Haarstengel 339.
Haarwurzel 334.
Haarzapfen 341.
Haarzellen 509.
Haarzwiebel 333 u. f.
Habenula perforata 504.
— sulcata 504.
Hämatoblasten 55.
Hämatogonien 59.
Hämatopoetische Organe 59.
Hämoglobin, Lösung 51.
Hämokonien 56.
Hämolymphoglandulae 302.
Hämolyse 51.
Haftfüßchen 75.
Haftzotten 451.
Halbmonde 94.
Halsanschwellung 245.
Harnapparat 405.
Harnblase 414 u. f.
Harnkanälchen 407.
— Membr. propria 412 u. f.
Harnleiter 414.
Harnröhre 415 u. f.
Harnwege, abführende 413.
Hassallsche Körperchen 312.
— — einzellige 313.
Hauptzellen 93, 378.
Haut 329.
— Drüsen 331.
Häutiges Labyrinth 496.
Haverssche Kanäle 154.
— Lamellen 157.
— Räume 162, 165, 181.
Helicotrema 503.
Henlesche Faserschicht 475.
— Scheide 223.
— Schichte 336.
— Schleife 407, 412.
Hensensche Zellen 509.
Hensenscher Körper 509.
— Streifen (Muskel) 200.
— — (Membr. Corti) 510.
Herbstsche Körperchen 265.
Herz 291.
Herzmuskelgewebe 204.
— Entwicklung 213.
Heterotopie vom Darmepithel 377.

Hexenmilch 462.
Hilus (Lymphknoten) 299.
Hinterhorn 242.
Hintersäule 242.
Hinterstränge 244.
Hinterstranggrundbündel 273.
Hirci 513.
Hirnanhang 319.
Hirnhäute, Entwicklung 128.
Hirnsand 322.
His-Tawarasches Bündel 292.
Hode 418.
— interstitielle Zellen 328.
Hodennetz 418.
Hodenwege, abführende 426.
Horizontalzellen 473.
Hormone 311.
Hornbildungen 83.
Hornhaut 488.
Hornhautepithel, vorderes 74.
Hornscheiden der Nerven 216.
Howshipsche Lakunen 61, 171.
Hüllzellen 226.
Hülsenarterien 307.
Humor vitreus 477.
Hunter-Schregersche Schmelzfaserstreifen 353.
Hünefeld-Hensensche Figuren 52.
Huxleysche Schichte 336.
Hyalinknorpel 138.
— chemischer Aufbau 146.
— Ernährungsbahnen 147 u. f.
— Saftkanalsystem 148.
— Scheinstrukturen 148.
— Verkalkung 147.
Hyalomer 55.
Hydatide 445.
Hydatiden 435.
Hymen 458.
Hypochorialer Fibrinstreifen 454.
— Schlußring 455.
Hyponychium 343.
Hypophyse 319.
— Pars tuberalis 320.
Hypophysensäckchen 319.
Hypophysis pharyngea 319.

Idiozom 422.
I-Körner 201.
Immersion 17.
Incisura Rivini 513.
Infundibulardrüse 320.
Innenkolben 263.
Innenphalange 509.
Innenplatte 272.
Inokomma 201.
Inozyten 114.
Inscriptiones tendineae 208.
Integumentum commune 329.
Interferenzlinien 23.
Interglobularräume 349.
Interradiäres Flechtwerk 255.
Interrenalkörper 323.
Interstitielle Hodenzellen 327, 419.
— Körnchen 192.
Intertubuläre Zellhaufen 322, 389.
Interzellularbrücken 71.
Interzellularsubstanz 134, 140.
Intima 285.
Intranuklearkörper 422.
Iris 484.
Irisblende 14.
Iriswinkel 489.
Isogene Zellgruppen 141.
Isthmus faucium 373.

Jakobsonsches Organ 516.
Juxtanuklearkörper 388.
Juxtaurethrale Gänge 416.

Kambiumschichte 166.
Kanalisiertes Fibrin 454.
Kapillare Milzvenen 307.
Kapillaren 279.
Kardia 377.
Kardiadrüsen 377.
Karyokinese 54.
Karyolyse 59, 64.
Karyophthise 59.
Karyorrhexis 59.
Kehldeckel 398.
Kehlkopf 399.
Kehlkopfmandel 305.
Keimbläschen 439.
Keimdrüse, männliche 418.
— weibliche 435.
Keimepithel 435.
Keimfleck 439.
Keimzentrum 301.
Keratohyalin 83.
Kern 40, 62.
Kernmembran 40, 62.
Kernsaft 40, 62.
Kernbogen der Linse 464, 485.
Kernfragmentierung 69.
Kernkörperchen 41.
Kern-Plasmarelation 69, 226.
Kernteilung, direkte 68.
— indirekte 62.
Key-Retziussche Fibrillenscheide 224.
Kinozilien 79.
Kittleisten 71.
Kittlinien im Knochen 157.
— (Herzmuskel) 205.
Kittstreifen 77.
Kittsubstanz (Knochen) 161.
— (Sehnen) 103.
Klasmatozyten 46, 115.
Kleinhirnrinde 250.
Kletterfasern 251.
Klumpenzellen 483.
Knäueldrüsen 332.
Knochen, intermembranöse 167.
— der Greise 182.
— Verlauf der Gefäßkanäle 183.
— Wachstum 182.
Knochenbildung, direkte 168.
Knochenfibrillen, Doppelbrechung 160.
Knochengewebe 152.
— anorganische Substanz 161.
— Entwicklung 167.
— geflechtartiges 164, 181.
— lamelläres 157, 181.
— parallelfaseriges 164.
— spongiöses 163.
— Umbau 181.
— zellenloses 153.
Knochenkanälchen 152, 154 u. f.
Knochenknorpel 152.
Knochenkörperchen 154.
Knochenkugeln 175.
Knochenlakunen 154.
Knochenlamellen 157.
Knochenmark 166.
— gelatinöses 166.
— gelbes 166.
— lymphoides 166, 176.
— primäres 60, 166, 174.
— rotes 60, 177.
Knochenzellen 154.
Knorpel-Callusbildung 181.
Knorpel, sekundärer 151 u. f.
Knorpelgewebe 137.
— Entwicklung 141 u. f.
— territoriale Gliederung 141.
— Wachstum 142.
Knorpelkapsel 140.
Kolbenhaar 339.
Kollateralen 234.
Kollektivlinse 18.
Kollimatorlinse 18.
Kolloid 315.

Kommissurengruppe 245.
Kommissurenzellen 273.
Kompensationsokular 18.
Kompressibles Gewebe 418.
Kondensor 13.
Kontraktionsstreifen (Nasse) 200, 202.
Konturbänder 354.
Konturlinien (Owen) 349.
Konzentrische Körperchen 312.
Kopfkappe 425.
Korbkapillaren 94, 379.
Korbzellen 97.
— Halbmond 95.
Körnerkugeln (Semmer) 45.
Körnerschicht (Kleinhirn) 250.
Körnerschichten (Retina) 470.
Körnerzellen 237.
Kornealfalz 487.
Kornzellen 328.
Korrektionssystem 18.
Kotyledonen der Placenta 455.
Krallenzellen 237.
Krappfütterung 182.
Krausesche Drüsen 494.
— Muskelkästchen 199.
— Zwischenscheibe 199.
— Krebspanzer 82.
Kronenzement 352.
Kühnesche Büschel 266.
Kupffersche Sternzellen 393.
Kurzstrahler 241.
Kntiknlarbildungen 81 n. f.
Kutisfurchen 330.
Kutisleisten 330.
Kutisplatte 208.

Labia pudenda 458 u. f.
Labinm tympanicum 504.
— vestibulare 504.
Labyrinth 496 u. f.
Labyrinthbläschen 496.
Labyrinthplatten 496.
Labzellen 379.
Lackfarben 27.
Lacunae confluentes 164.
— Morgagni 385, 416.
Lagena 502.
Lamellenkörperchen 263.
Lamina cribrosa 468.
— elastica corneae 488.
— fnsca sclerae 487.
— spiralis ossea 503.
Landoltsche Keulen 473.
Langerhanssche Inseln 322.
Langerhanssche Zellen 261.
Langhansscher Fibrinstreifen 454.
Langhanssche Zellen 284.
— Zellschicht 452.
Langstrahler 241.
Larynxtonsille 399.
Laterale Schilddrüsenanlage 318.
Leber 389.
— Ausführnngsgangsystem 394.
— Blutbildung 59.
Leberinselchen 390.
Leberläppchen 390.
Leberpforte 390.
Leberzellen 391.
Leberzellenstränge 391.
Lederhaut 118, 329.
— des Auges 487.
Lendenanschwellung 245.
Lendenmark 245.
Leukoblasten 59.
Leukozyten 38.
— basophile 45.
— einkernige 42.
— Einteilung 42.
— eosinophile 45.
— oxyphile 45.
— polymorphkernige 44.
— Übergangsformen 46.
Leydigsche Zellen 327, 415.
Lidknorpel 492.
Lidrandplexus 495.
Lieberkühnsche Krypten 380.
Ligamenta flava 124.
Ligamentum circul. dentis 356.
— hyaloideo-capsulare 486.
— latum 445.
— pectinatum iridis 490.
— spirale 504.
— stylo-hyoideum 124.
— suspensorium penis 124.
— vocale 399.
Limbus laminae spiralis 504.
Linin 42.
Lininfäden 40.
Linse 484.
Linsenbläschen 464.
Linsengrübchen 463.
Linsenplatte 463.
Linsensäckchen 464.
Lipochrom 131.
Lipophoren 115.
Lippen 346.
Lippentorus 346.
Lippen-Wangenfurchenleiste 357.
Lippenwulst 346.
Liquor cerebro-spinalis, Abfluß 298.
— — — Absonderung 278.
— folliculi 438.
Lissauers Randzone 245.
Littresche Drüsen 416.
Lochkern 131.
Lockeres Bindegewebe, Spalträume 296.
Lnftblasen 22.
Luftröhre 399.
Lumbalkern (Stilling) 245.
Lnmbalmark 245.
Lunula 344.
Lunge 402.
— Pigment 404.
Lutein 439.
Luteinzellen 328.
Lymphagoga 47, 296.
Lymphdrüsen 299.
Lymphgefäße 295.
— des Auges 491.
— des Angenlides 495.
— des äußeren Ohres 513.
— des Darmes 386.
— der Eichel 434.
— der Haut 345.
— der Leber 396.
— der Lunge 404.
— des Magens 380.
— der Milchdrüse 462.
— der Milz 310.
— des Muskels 204.
— des Nagelbettes 345.
— der Nebenniere 325.
— der Niere 413.
— des Ovariums 443.
— der Schilddrüse 316.
— der Thymus 313.
— der Zähne 356.
— des Zentralnervensystems 257, 298.
— der Zunge 369.
Lympgefäßsystem 294.
Lymphkapillaren 294.
Lymphknoten 299.
— Entwicklnng 302.
— Lymphbahnen 300.
— periphere 303.
— regionäre 299.
Lymphoblasten 59.
Lymphozyten 42.
Lymphspalten 297.
Lymphstrom 296.
Lyssa der Zunge 130, 134.

Macula lutea 470, 474.
Maculae im Gehörorgan 501.
Magen 376.
— Fundusdrüsen 377.
— Pylorus 379.
Magengrübchen 378.
Malpighische Knötchen 306.
— Körperchen 406, 410.
— Schleimschicht 330.
Mamilla 459.
Mantelfasern 65.
Mantelschichte 272.
Mantelzellen 226.
Marginalplexus 303.
Marginalzellen 245.
Margo limitans int. 474.
Mariottescher Fleck 468.
Markbildung 276.
Mark-Ganglienzellen 243.
Markgerinnung 216.
Markkern 245.
Markmantel, weißer 243.
Markscheide 215.
Markschläuche 442.
Markstränge 442.
Markstrahlen (Großhirn) 255.
— (Niere) 406.
Marksubstanz (Eierstock) 442.
— (Lymphknoten) 300.
— (Nebenniere) 324.
— (Thymus) 312.
Markzellen 45, 328.
Martinottische Zellen 255.
Mastdarm 385.
Mastleukozyten 46.
Mastzellen, hämatogen. 45, 114.
Mayers Organ 367.
Mechanische Gewebe 101.
Meckelscher Knorpel 168.
Mediastinum testis 418.
Medullarfurche 271.
Medullarplatte 271.
Medullarrinne 271.
Medullarrohr 271.
Megakaryozyten 47, 60.
Megaloblasten 59.
Megalozyten 48.
Meibomsche Drüsen 493.
Meißnersche Tastkörperchen 262.
Melanin 84.
Melanophoren 84, 115.
Melanozyten 84, 115.
Membrana basilaris 504, 510.
— capsulo-pupillaris 465.
— chorii 452.
— Descemeti 489.
— fenestrata 109.
Membrana flaccida 513.
— granulosa 438.
— hyaloidea 477.
— limitans int. 474.
— praeformativa (Raschkow) 361.
— propria 96.
— Reißneri 503.
— reticularis 508.
— tectoria 510.
— tympani secund. 503.
Membranellen der glatten Muskeln 190.
Menstruation 447.
Mesenchym 110.
Mesenterium 115.
Mesophragma 201.
Messen 21.
Metabole Schicht 201.
Metachromasie 44.
Metakinese 64.
Metaplasie des Epithels 99.
Metaplastische Ossifikation 180.
Mikrometerschraube 9.
Mikron 19.
Mikroskop, Auflösungsvermögen 29.
Mikroskop 8.
Mikroskopisches Sehen 21.
Mikrozentrum 65.
Mikrozyten 48.
Milch 461.
Milchdrüse 459.
Milchflecken 61.
Milchgang 459.
Milchsäckchen 459.
Milchsinus 459.
Milz 305.
— Blutbildung 60.
— funktionelle Bedeutung 311.
Milzfasern 308.
Milzkapsel 305.
Milzkörnchen 310.
Milzpulpa 306 u. f.
Milzsinus 307.
Milztrabekel 306.
Mischknochen 168.
Mitochondrien 42.
Mitose 64.
— pluripolare 68.
Mitralzellen 238, 514.
Mittelscheibe 200.
Mittelzellen (Waldeyer) 245.
Mittleres Ohr 512.
Molekularbewegung (Brown) 41.
Mollsche Drüsen 333, 493.
Montgomerysche Drüsen 462.
Moosfasern 251.
Motor. Endplatten 267.
— Rindenfeld 255.
— Wurzeln 244.
— Zellen 247.
Müllerscher Lidmuskel 493.
— Muskel (Auge) 481.
Müllersche Stützfasern 473.
Mundhöhle, Drüsen 370.
Muskelfasern, glatte 187.
— Chemismus 189.
— Verbindung 190.
— quergestreifte 191.
— — Bündelanordnung 203.
— — Entwicklung 208.
— — Fibrillen 197.
— — Querstreifung 198.
— — Verbindung mit der Sehne 203 u. f.
— — Vermehrung und Volumszunahme 211.
Muskelgewebe 187.
— Entwicklung 208.
Muskelkästchen 199.
Muskelkontraktion 201.
Muskelplatte 208.
Muskelsäulchen 188, 195.
Muskelspindeln 212. 268.
Musculus ciliaris 479.
— — Riolani 493.
— dilatator pupillae 484.
— levator palpebrae 493.
— orbicularis palp. 492.
— sphincter iridis 483.
— tarsalis 493.
— tensor chorioideae 481.
— vocalis 399.
Mutterkuchen 448.
Mutterstern 64.
Muzigen 87.
Myelin 216.
Myelinformationen 216.
Myelinscheide 215.
Myeloarchitektonik 254.
Myeloplaxen 171.
Myelozyten 45.
Myoblasten 193, 209.
Myoepitheliale Zellen 97.
Myofibrillen 187.
Myoid 471.
Myoide Zellen 313.
Myokard 291.
Myonemen 187.
Myophragmen 209.
Myotom 208.
Myxödem 316.

Nabelbläschen 457.
Nabelstrang 456.
Nägel 343.
Nagelbett 343.
Nagelfalz 343.
Nagelplatte 344.
Nageltasche 344.
Nagelwall 343.
Nagelwurzel 343.
Nasenmuschel, untere 398.
Nasenscheidewandknorpel 143.
Nebenhoden 427.
Nebenkern (Pankreas) 388.
Nebenniere 323.
— akzessorische 324.
Nebenscheibe 200.
Nebenzellen (Waldeyer) 245.
Nerven, Bindegewebe der 223.
— Degeneration 277.
— Regeneration 278.
— des Augenlides 495.
— des Auges 491.
— des äußeren Ohres 513.
— des Darmes 387.
— der Eichel 434.
— der Gefäße 292.
— des häutig. Labyrinthes 510.
— der Haut 345.
— des Herzens 292.
— der Leber 397.
— der Lunge 405.
— der Lymphknoten 302.
— des Magens 380.
— der Milchdrüse 462.
— der Milz 311.
— des Nagelbettes 345.
— der Nebenniere 325.
— des Ovariums 443.
— der Schilddrüse 316.
— der Thymus 313.
— der Zähne 356.
— der Zunge 369.
Nervenendigungen 257.
— diffuse 259.
— d. effektorisch. Nerven 266.
— an glatten Muskeln 269.
— an Herzmuskeln 269.
— der Hornhaut 259.
— der rezeptorischen Nerven 258.
Nervenfasern, doppeltkonturierte 215.
— graue 221.
— — der Zentralorgane 220.
— marklose 220 u. f.
— variköse 220.
Nervengewebe 214.
Nervengewebe, Entwicklung 270.
Nervenzellen 214, 225.
— der Zentralorgane 233.
Nervi ciliares 491.
Nervöse Geflechte (plexus) 257.
Nervus acusticus 510.
— cochleae 510.
— nasociliaris 491.
— olfactorius 222.
— — Entwicklung 276.
— opticus 466.
— — Entwicklung 275, 465.
— vestibuli 510.
Netz 116.
— Entwicklung 129.
Netzapparat, innerer 78, 230.
Netzhaut 470.
Netzknorpel 149.
Netzkörperchen 261.
Neumannsche Scheiden 351.
Neuraxon 219.
Neure 214.
Neurilemm 215.
Neurit 219.
Neuroblasten 240, 271.
Neurodendridion 214.
Neurofibrillen 219.
Neuroglia 101, 215, 240.
Neurohypophyse 319.
Neurokeratin 216.
Neurolyse 277.
Neurome 278.
Neuron 214.
Neuronemen 219.
Neuroplasma 219.
Neurozyten 214, 225.
Newtons Farbenglas 105.
Nickhautknorpel 494.
Nicolsches Prisma 103.
Niere 405.
Nissl-Körperchen 229.
Nitabuchscher Fibrinstreifen 454.
Nobert-Probeplatten 29.
Normoblasten 59.
Normozyten 48.
Nucleolulus 235.
Nucleolus 41.
Nucleus 40.
— caudatus 250.
— Deiters 250.
— lentiformis 250.
— pulposus 186.
— ruber 250.
Nuelscher Raum 509.
Nuklein 42.
Nukleohiston 41.
Nuhnsche Drüse 368.
Numerische Apertur 17.
Nutritives Bindegewebe 203.

Oberschenkelkopf, Frosch 138.
Objektiv 15.
— achromatisches 16.
— apochromatisches 16.
Objektmikrometer 19.
Odontoblasten 351, 361.
Öffnungswinkel 15, 30 u. f.
Öltropfen 24.
Oesophagus 374.
— Umbau des Epithels 99.
Ohrenschmalzdrüsen 513.
Ohrmuschel 513.
Ohrspeicheldrüse 371.
Ohrtrompete 496, 512.
Oleo-Margarinkristalle 131.
Oikoid 53.
Okular 18.
Okularmikrometer 21.
Olive 250.
Oogonien 435.
Oolemma 438.
Optische Tubuslänge 19.
Ophthalmenkephalon 462.
Ora serrata 468, 475.
Orbiculus ciliaris 481.
Organi musculo-tendinei 261.
Organon spirale 505.
— vomero-nasale 516.
Orthoklone Zellen 489.
Orthoneuren 511.
Ossein 152.
Ossifikation, eigentlich primäre 168.
Ossifikationsgrube 176.
Ossifikationslinie 174.
Ossifikationspunkt 174.
Osteoblasten 166, 169.
Osteodentin 153.
Osteoide Substanz 153.
Osteozyten 154, 169.
Ostoklasten 61, 171.
Otokonien 502.
Otolithen 502.
Otolithenmembran 502.
Ovarium 435.
— innere Sekretion 328 u. f.
— Markzellen 328.
Ovula Nabothi 457.
Ovulation 447.
Oxychromatin 62.

Pacchionische Granulationen 298.
Panethsche Körnerzellen 382.

Pankreas 387.
— endokriner Anteil 322.
Panniculus adiposns 130, 329.
Papilla nervi optici 468.
— spiralis 505.
Papillae circumvallatae 366.
— filiformes 365.
— foliatae 367.
— fungiformes 366.
— lenticulares 367.
Paraboloidkondensor 37.
Paradidymis 435.
Paraganglien 232.
Paraganglion intercaroticum 325.
Paraglobulinniedersschläge 53.
Parallelogrammverschiebung (Roberval) 9.
Paralinin 42.
Paraplasmatische Körnchen 41.
Parathymus 317.
Parenchymknorpel 137.
Paroophoron 443.
Parovarium 442.
Pars ciliaris retinae 481.
— iridica retinae 484.
Paukenhöhle 496, 512.
Payersche Haufen (plaques) 384.
Penetrationsvermögen 29.
Penicilli 306.
Perforatorium 426.
Perichondrium 137.
Perichorioidealraum 299.
Peridermalschichte 98.
Perikard 292.
Perilymphatische Räume, Entwicklung 128.
Perilymphe 497.
Perimysium 203.
Perineurium 223.
Periost 153, 165.
Peritenium 119.
Perivasculäre Lymphräume 299.
Petroblasten 364.
Pfeilerzellen (Geschmacksorgan) 367.
— (Gehörorgan) 505.
Pfitznersche Körner 64.
Pfortader 390.
Pfortaderwurzeln, innere 390.
Phagozyten 38.
Phagozytose 39.
Phäochrome Zellen 232.
Phasenhalbmond 95.
Physiologische Exkavation 468.
Pigmentepithel der Retina 73.
Pigmentfiguren 84.
Pigmentschichte der Retina 470.
Pigmentschollen im Blut 56.
Pigmentzellen der Aderhaut 115.
Pinnaschale 82.
Pinselarterien 307.
Pinselzellen 241.
Placenta, Entwicklung 448.
— fetalis 452.
— materna 452.
Placentarranm 453.
Planum semilunatum 499.
Plasmazellen 43.
Plasmodesmen 276.
Plasmolyse 52.
Plastiden 48.
Plastinfäden 40.
Plastokonten 42.
Plastosomen 41 u. f.
Plattenepithel 73.
Plattensohle 267.
Platte Schädelknochen, Entwicklung 168.
Pleochroismus 161.
Pleurosigma angulatum 30.
Plexusbildungen 257.
Plexus chorioidei 278.
— ciliaris 492.
— myentericus (Auerbach) 269, 380.
— snbmucosus (Meißner) 380.
Plicae ciliares 481.
— circulares (Kerckring) 380.
— semilunares 494.
Plurifunikuläre Zellen 249.
Poikilozytose 50.
Polarisationsmikroskop 103.
Polarisator 104.
Polfeld 63.
Polkörperchen 66.
Polstrahlung 64, 65.
Polyaxonen 239.
Polykaryozyten 61, 171.
Polymitose 68.
Poren der Alveolenwände 403.
Porus acusticus 497.
Porzellanknorpel (Solger) 149.
Postbranchiale Körper (Maurer) 318.
Postlentikulärer Raum 478.
Prädentin 351, 361.
Präkollagen 126.
Prämuzinkörnchen 87.
Präputium 434.
Primärfollikel 435.
Primitive Fleischteilchen 198.
Prismenführung 10.
Processus ciliares 481.
— Ferreïni 406.
— infundibuli 319.
Proliferationsinseln 452, 455.
Prominentia spiralis 504.
Prophase 64.
Prospermatiden 423.
Prostata 432.
— Konkretionen 432.
— Steine 433.
Protoplasma 41.
Pseudoeosinophile Zellen 61.
Pseudopodien 39.
Pulpa dentis 347.
Pulpastränge 307.
Pnpille 484.
Purkinjesche Fäden 207.
— Zellen 237, 250 u. f.
Pyknose 59.
Pylorus 379.
Pyramidenzellen 236.
Pyrenin 42.

Quastenzellen 237.
Q-Körner 201.
Quecksilberkugeln 27.
Querfadennetz (Retzius) 201.
Quermembranellen 190.

Rachenmandel 305, 373.
Rachenwand, hintere 374.
Radspeichenstruktur der Lymphozytenkerne 42.
— der Markscheide 217.
Ramon y Cayalsche Zellen 254.
Randreifen 52.
Randschleier 274.
Randschollenkranz 229.
Randsinus (Placenta) 455.
Rankenarterien 434.
Ranviersche Kreuze 220.
— Schnürringe 217.
Rathkesche Tasche 319.
Recessus pinealis 322.
Reduktionsteilung 66.
Reflexbogen, direkter 247.
— indirekter 249.
Regenbogenhaut 484.
Reifungsteilung 65.
Reinkesche Kristalle 327.

Reißnerscher Faden 125, 322.
Reißnersche Membran 504.
Reizleitungssystem 292.
Rekurrierende Kanälchen 162.
Remaksche Fasern 221.
Respirationstrakt 397.
Respiratorisches Epithel 403.
— Kapillarnetz 403.
Resorption 171.
Rete Malpighi 330.
— ovarii 442.
— testis Halleri 418, 422.
Retikularen 232, 261.
Retikulinfasern 109.
Retikulum des adenoiden Gewebes 300.
— von H. Müller 481.
Retina 470.
Retinacula unguis 345.
Retziusscher Faden 508.
— Körper 509.
Retziussche Linien 354.
— Zellen 255.
Revolver 12.
Rhodophan 471.
Rhopopsin 471.
Richtungskörperchen 66.
Richtungsspindel 66.
Riechorgan 513.
Riffzellen 75.
Rippen, Verknöcherung 183.
Rippenknorpel 144.
— Asbestfaserung 145.
Rivinischer Ausschnitt 513.
Rohon-Beardsche Zellen 258, 277.
Rohrscher Fibrinstreifen 454.
Rouget-Neumannsche Knochenkapseln 156.
Rückenmark 242.
— Zellgruppen 245.
Rückensaite 124.
Ruffinische Endbüsche 261.
— Spindel 261.

Sacculus 497, 501.
Saccus endolymphaticus 498.
Saftkanalsystem 296.
— im Knorpel 148.
Saiten des Cortischen Organs 510.
Samenblasen 430.
Samenfäden 425.
Samenkanälchen 418 u. f.
Samenständer 423.
Samenzellen 421.
Sammelrohr 409.
Sandkörper 256.
Sarcous elements 198.
Sarkolemma 192 u. f.
Sarkolyse 213.
Sarkolyten 213.
Sarkoplasma 187, 200.
Sarkosomen 192, 194.
Säulchenfelderung (Cohnheim) 195.
Säulenknorpel 175.
Satellitenzellen 241.
Scala tympani 503.
— vestibuli 503.
Scalae, Entwicklung 128.
Scapus 333.
Schädelknochen, platte, Entwicklung 168.
Schaltlamellen 157.
Schaltstücke 96.
— der Herzmuskelfasern 205.
Schamlippen 458.
Scheibenblende 13.
Scheide 457.
Scheidenzellen 258, 275.
Schiefe Beleuchtung 34.
— Inzisuren 218.
Schilddrüse 314.
— Kristalloide 316.
Schleimdrüsen 92.
Schlemmscher Kanal 487.
Schlundkopf 373.
Schlußleisten (Bonnet) 71, 77.
Schlußrahmen 508.
Schlußring 425.
Schmelzepithel 359.
Schmelzfaserbüschel 354.
Schmelzfaserstreifen 353.
Schmelzknoten 358.
Schmelzoberhäutchen 355, 364.
Schmelzorgan 358.
Schmelzrinne 358.
Schmelzpulpa 83, 358.
Schmelzstrang 358.
Schmelzwülstchen 354.
Schmidt-Lantermansche Inzisuren 218, 277.
Schrumpfkontraktionen 190, 202.
Schuppen vom Sandauge (Epinephele Janira) 29.
Schwannsche Scheide 215.
Schwanzflossenknorpel (Ammocoetes) 141.
Schwanzmanschette 425.
Schwanzstrahler 241.
Schweißdrüsen 332.
Schwellgewebe 417.
Sehnen 119 u. f.
— Entwicklung 127.
Sehnenkreuz (Polarisation) 106.
Sehnenspindeln 261.
Sehnen der Vogelfüße 181.
Sehnenzellen 120.
Sehnerv 466.
Sehorgan 462.
— Entwicklung 462 u. f.
Sehpurpur 471.
Sehventrikel 463.
Seitenhorn 243.
Seitensäule 243.
Seitenstränge 244.
Seitenstrangwinkel 243.
Sekretkapillaren 93 u. f.
Sekretröhrchen 94.
Semilunarklappen 292.
Semmers Körnerkugeln 45.
Sensible Wurzel 275.
— Wurzeln 244.
Septula testis 418.
Septum long. dors. 242.
Seröse Häute 298.
Sertolische Zellen 420.
Sesamknoten, Achillessehne, Frosch 136.
Sharpeysche Fasern 162.
Shrapnellsche Membran 513.
Sinnesorgane 462.
Sinus Morgagni 305.
— rectales 385.
— venosus sclerae 487.
Sklera 487.
Skleralrinne 487.
Skleralwulst 487.
Sklerotica 487.
Sklerotom 208.
Skelettmuskelfasern 191.
Skrotalhaut 330.
Solitäre Lymphknötchen 378.
Spalträume des lockeren Bindegewebes 298.
Speichelkörperchen 41.
Speichelröhren 96.
Speiseröhre 374.
Spermakern 67.
Spermasphäre 67.
Spermatiden 423.
Spermatoblast (Ebner) 423.
Spermatodesmen 423.
Spermatogonien 422.
Spermatosomen 421.
Spermatozyten 422.
Spermien 421.

Spermiogenese 420.
Sphäre 40.
Spinalganglienzellen 225.
Spindelfigur 64.
Spindelzellen 56.
Spinnenzellen (Deiters) 241.
Spirem 64.
Spironeuren 511.
Spitzenknopf 425.
Spongioblasten 272.
Spürhaare 346.
Stachelzellen 75.
Stäbchen der Retina 471.
Stäbchensäume 81.
Stanniussche Körperchen 324.
Status mamillaris 378.
Staubzellen 404.
Steatoblasten 132.
Steißknötchen 326.
Stellulae Verheynii 407.
Stereozilien 81, 429.
Sternzellen (v. Kupffer) 393.
Steuermembran 425.
Stiftchenzellen 367.
Stigmata 74, 297.
Stigmata Malpighi 308.
Stimmband, wahres 399.
Stoma 87.
Stomata 74, 297.
Strangzellen 247, 273.
Stratum corneum 330.
— cylindricum 330.
— disjunctum 331.
— germinativum 330.
— granulosum (Haut) 330.
— — (Eifollikel) 438.
— lucidum 330.
— spinosum 331.
Stria vascularis 505.
Stroma der roten Blutkörperchen 54.
— ovarii 435.
Stützgewebe, blasiges 133.
— chondroides 135.
— chordoides 133.
Stützsubstanz des Zentralnervensystems 240.
Stützsubstanzen 101, 130.
Subcommissurales Organ 322.
Subcutis 329.
Subpia (Waldeyer) 244.
Substantia adamantina 347.
— eburnea 347.
— gelatinosa centralis 245.
— — Rolando 245.
— grisea 245.
— vitrea 347.
Subtraktionsrichtung 106.
Sulcus spiralis 504.
Suprachorioidea 479.
Supraperikardialkörper 318.
Supraradiäres Flechtwerk 255.
Suprarenalkörper 324.
Sympathischer Grenzstrang 274.
Sympathische Zellen 231.
Sympexis 49.
Synapsis (Moore) 437.
Synchondrosen, Entwicklung 183.
Synovia 187.
Synovialis 187.
Synzytium 451.

Tâches laiteuses 61.
Talgdrüsen 333.
Tarsus 492.
Tastmenisken 261.
Tastscheiben 261.
Tastzellen 261.
Tektonische Gewebe 101.
Telobranchiale Körper 318.
Telodendrium 232.
Telophase 65.
Telophragma 201.
Tenonscher Raum 299.
Tensor chorioideae 481.
Terminalkörperchen 258 u. f.
Terminalzylinder (Ruffini) 266.
Testis 418.
Textus cellulosus 113.
Theka 87.
— folliculi 438.
Thekaluteinzellen 440.
Thrombozyten 55.
Thymus 311.
Tigroid 229.
Tigrolyse 230, 278.
Tingible Körper (Flemming) 301.
Tissu angiothelial 85.
— lamellaire 113.
Tomessche Fasern 351.
— Fortsätze 362.
— Körnerschicht 349.
Tonnenfigur 64.
Tonofibrillen 76, 134.
Tonsilla laryngea 305.
— lingualis 304, 373.
— oesophagea 305.
— palatina 304, 373.
— pharyngea 305, 373.
— tubaria 305
Trabantzellen 241.
Trachea 399.
— Epithel 78.
Trachealknorpel 144.
Tractus olfactorius 514.
— rubro-spinalis 250.
Tragi 513.
Tränendrüsen 494 u. f.
— akzessorische 494 u. f.
— tarsale 494 u. f.
Tränenkanälchen 495.
Tränen-Nasengang 495.
Tränensack 495.
Trichohyalin 336.
Trichopoden 44.
Trommelfell 512.
Trommelhöhle 512.
Trophoblast 451.
Trophospongien (Holmgren) 78, 201, 230.
Trophozyten 226.
Tuba Eustachii 496, 512.
— — Knorpel 150.
— Fallopii 443.
Tubenmandel 305, 373.
Tubercula Montgomery 462.
— Morgagni 462.
Tubuli seminiferi 418.
Tubulus contortus 407, 410.
Tubus 9.
Tubuslänge, optische 19.
Tunica adventitia 281.
— albuginea (corp. cav. penis) 434.
— — (corp. cav. urethrae) 418.
— — (Eierstock) 435.
— — Hoden 419.
— dartos 187.
— elastica intima 281.
— externa 281.
— media 281.
— uvea 478.
Tunnelraum (Corti) 505.
Tympanale Belegschicht 510.
Tysonsche Drüsen 333.

Übergangsfarbe 106.
Übergangsepithel 76.
Übergangshalbmond 94.
Ultimobranchiale Körper 318.
Ultramikroskop 35.
Ultraterminale Faser (Ruffini) 267.
Umbau des Ösophagusepithels 99.
Umfassende Lamellen 158.
Umschnürte Bündel 118.
Unterhautgewebe 330.

Unterkiefer, Entwicklung 168.
— Verknöcherung 183.
Unterkieferdrüse 372.
Unterscheidbarkeitsgrenze 34.
Unterscheidungsvermögen 29.
Unterzungendrüse 373.
Ur-Blutzellen 58.
Ureier 435.
Ureter 414.
Ureterenscheide 414.
Urethra, männliche 415.
— weibliche 417.
Urethraldrüsen 416.
Uropoetisches System 405.
Ursamenzelle 421.
Ursegmente 208.
Ursprungskegel 233.
Uterus im Intervall 445.
— menstruell 447.
— postmenstruell 448.
— prämenstruell 446.
— schwangerer 448 u. f.
Utriculus 497, 501.
— prostaticus 432.
Uvula 369, 373.

Vagina 457.
Vakuolen 40.
Vas afferens (Niere) 406.
— efferens (Niere) 406.
— prominens 504.
Vasa aberrantia hepatis 396.
— afferentia (Lymphknoten) 299.
Vasa efferentia (Lymphknoten) 299.
— serosa 296.
— vasorum 285, 291.
Vasoformative Zellen (Ranvier) 61, 294.
Vater-Pacinische Körperchen 263.
Vegetative Gewebe 70.
Vena anonyma 289.
— axillaris 289.
— azygos 289, 405.
— cava inf. 289.
— — sup. 289 u. f.
— centralis 391.
— — retinae 287, 490.
— digitalis communis 287.
— dorsalis penis 289.
— femoralis 289 u. f.
— hemiazygos 405.
— iliaca 289.
— interlobularis 391.
— jugularis 289.
Vena mammaria 289.
— poplitea 289.
— portae 289,
— pulmonalis
— radialis 288.
— renalis 289.
— saphena 28
— sublobular 391.
— umbilicali 89.
Venae arcifo s 407.
— bronchial 405.
— ciliares 4
— hepatica 90.
— interlob res 391, 407.
— stellatae 07.
— vortico 479, 491.
Venen de ura und Pia 289.
— der E mitäten 289.
— des g iden Uterus 289.
— der M balken 289.
— des N elbettes 289.
— der P centa uterina 289.
— der tina 289.
— der teren Rumpfhälfte 289.
Venen ppen 290.
Ventri lus laryngis Morgani 399.
Ventr ulare Mitosen 272.
Venn rectae 407.
— s latae 407.
Verd ungstrakt 346.
Ver htungsknoten 190, 202.
Ver ößerung 19.
Ver rnungen 83.
Ve alkungspunkt 174.
Ve nöcherung 173.
— er Epiphysen 177.
— der kurzen Knochen 178.
— der Labyrinthkapsel 178.
— der Wirbel 179 u. f.
V sicula prostatica 432.
V stibulum nasi 397.
— vaginae 458.
ibrissae 397.
icq d'Azyrscher Streifen 255.
Virchowsche Knochenzellen 158.
Volkmannsche Kanäle 162.
Vordere Augenkammer 299.
Vorderhorn 242.
Vordersäule 242.
Vorderstränge 244.
Vorderstranggrundbündel 274.
Vorkern 66.
Wachsartige Degeneration (Zenker) 202.
Wachstumskegel 272, 274.
Wachstumskeulen 278.
Wallers Gesetz 278.
Wangenfurchenleiste 357.
Weicher Gaumen 373.
Weilsche Schichte 355.
Weißer Infarkt 454.
Wellenmembran 426.
Whartonsche Sulze 111.
Wimperwurzeln 80.
Wirbelkörper, Entwicklung 183.
Wirtelvenen 479, 491.
Wolfringsche Drüsen 494.
Wucheratrophie 133.
Wurmfortsatz 385.
Wurzelfüßchen 75.
Wurzelhaut 356.
Wurzelscheide 336.
Wurzelstock (Gegenbaur) 172.

Xanthophoren 471.

Zähne 347.
— Entwicklung 357.
— Weichteile 355.
Zahnalveole 347.
Zahnbein 348.
Zahnbeinfasern 351.
— Grenzscheiden 348.
— Röhrchen 348.
Zahnemail 352.
Zahnfleisch 356.
Zahngewebe, Entwicklung 357, 361.
Zahnleiste 357.
Zahnpapille 348, 358.
Zahnperiost 356.
Zahnpulpa 355.
Zahnsäckchen 360.
Zahnscherbchen 361.
Zahnschmelz 352.
— Entwicklung 362.
Zahnzement 351.
Zäpfchen 369.
Zapfen der Retina 471.
Zeichenapparate 20.
Zeichnungsvermögen 29.
Zeissche Drüsen 492.
Zellen der Bindesubstanz 110.
— vom Golgi-Typus II 236.
Zellgewebe 113.
Zellhof 141 u. f.
Zellkettentheorie 276.
Zellknorpel 137.

Zellknorpel 137.
Zellkörper, Struktur 40.
Zellteilung 62.
Zellterritorien 141.
Zement 351.
Zementbildner 364.
— Entwicklung 364.
Zentralarterien 307.
Zentraler Bindegewebsmeniscus 468.
Zentralgeißelzellen 80.
Zentralkanal 245.
Zentralkörper 40, 65.
Zentralnervensystem 242.
— Lymphräume 298.
— seröse Häute 298.
Zentralorgane, Zusammenhang ihrer Elemente 242.
Zentralspindel 65.
Zentriol 4 5.
Zentroacin Zellen 388.
Zentrodesm 425.
Zentrosoma
Zervikalkern tilling) 247.
Zervikalmark 7.
Ziliarepithel 481.
Ziliarfortsätze 1.
Zilien 492.
Zilio-retinale äße 491.
Zirbeldrüse 32
Zona fascicula 324.
— glomerulosa 4.
— pectinata 51
— pellucida 438
— reticularis 32
— spongiosa 245
— tecta 510.
Zonula ciliaris (Z i) 486.
Zonulalamelle 484.
Zooïd 53.
Zottenmembran 383.
Zunge 365.
— Drüsen 368.
Zungenmandel 304.
Zungenstütze der Mollusken 135.
Zwischengelenkknorpel 152.
Zwischenkörper 65.
Zwischenwirbelbänder 152.
Zylinderblende 13.
Zylinderepithel 77 u. f.
Zylindrokonische Segmente 218.
Zymogenkörnchen 388.
Zytochromatin 229.
Zytodiärese 65.
Zytozentrum 65.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

